N° 203
Série E

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean MÉDIONI

Première thèse.– Contribution à l'étude psycho-physiologique et génétique du phototropisme d'un Insecte : *Drosophila melanogaster* Meigen.

Deuxième thèse.– Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 13 Mai 1961 devant la Commission d'examen :

MM. G. VIAUD..... *Président.*
P. JOLY .....
F. STUTINSKY .... } *Examinateurs.*
G. RICHARD .....

STRASBOURG
1961

IMPRIMERIE ICAL
STRASBOURG
25, RUE DES SERRURIERS

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean MÉDIONI

Première thèse. – Contribution à l'étude psycho-physiologique et génétique du phototropisme d'un Insecte : *Drosophila melanogaster* Meigen

Deuxième thèse. – Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 13 Mai 1961 devant la Commission d'examen :

MM. G. VIAUD..... *Président.*
P. JOLY .....
F. STUTINSKY .... } *Examinateurs.*
G. RICHARD .....

STRASBOURG
1961

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

à ma femme

FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

Doyen: Professeur J. H. VIVIEN.

Doyens Honoraires : A. DANJON, A. KIRRMANN, P. LACROUTE, H. J. MARESQUELLE.

Professeurs Honoraires: Ed. BAUER - P. de BEAUCHAMP - L. BOUNOURE - A. CHRETIEN - H. CARTAN - Cl. CHABAUTY - A. DANJON - J. DENY - Ch. EHRESMANN - M. FRECHET - G. FOEX - H. GAULT - L. HACKSPILL - A. HEE - Mme A. HEE - R. HOCART - A. KIRRMANN - G. LEMEE - P. L'HERITIER - A. LICHNEROWICZ - L. NEEL - H. OLLIVIER - G. RIBAUD - R. ROMANN - E. TERROINE - E. THIRY - H. VILLAT - Et. WOLFF.

Professeurs:

G. CERF	T.	Analyse supérieure
H. WEISS	T.	Physico-Chimie des Hydrocarbures
G. HUGEL	T.	Chimie du Pétrole
R. BONNET	T.	Chimie biologique
H. J. MARESQUELLE	T.	Biologie végétale
A. ROUSSEL	T.	Calcul différentiel et intégral et Théorie des fonctions
H. FORESTIER	T.	Chimie générale
Ch. SADRON	T.	Physicochimie Macromoléculaire
J. ROTHE	T.	Physique du Globe
P. LACROUTE	T.	Astronomie
J. H. VIVIEN	T.	Zoologie et Embryologie expérimentale
L. BOISSELET	T.	Chimie analytique du Pétrole
A. MAILLARD	T.T.P.	Chimie
S. GORODETZKY	T.	Physique générale et Physique nucléaire
L. SACKMANN	T.T.P.	Mécanique des Fluides
J. BYE	T.	Chimie minérale et Chimie physique
R. LOMBARD	T.	Chimie organique
Mlle PEREY M.	T.	Chimie nucléaire
Ph. PLUVINAGE	T.	Physique expérimentale
S. GOLDSZTAUB	T.	Minéralogie et Pétrographie
P. JOLY	T.	Biologie générale
H. BENOIT	T.	Physique générale
J.-L. KOSZUL	T.	Topologie
P. CUER	T.	Physique générale et Physique corpusculaire
G. VIAUD	T.	Psycho-Physiologie
G. MILLOT	T.	Géologie et Paléontologie
R. LECOLAZET		Physique du Globe
H. SAUCIER	T.T.P.	Minéralogie
R. ROHMER	T.T.P.	Chimie P.C.B.
Mlle GILLET S.	T.T.P.	Paléontologie
Mlle GAGNIEU A.	T.T.P.	Botanique
R. THOM	T.	Mécanique rationnelle
S. NIKITINE	T.	Physique générale
F. STUTINSKY	T.	Physiologie générale
B. WURTZ		Chimie biologique
J. BRENET	T.T.P.	Chimie physique
G. OURISSON	T.T.P.	Chimie
Fr. STEPHAN		Zoologie
Cl. LEVI	T.T.P.	Biologie générale
A. COCHE		Chimie nucléaire
R. CERF	T.T.P.	Physique
M. BERGER		Mathématiques
J. FRENKEL		Mathématiques
P. TAGLANG		Physique
J.-P. LONCHAMP		Physique
J.-B. DONNET	T.T.P.	Chimie physique

Maîtres de Conférences:

J. PARROD	Chimie
J. BOSCHER	Mécanique des Fluides
A. SIGOT	Zoologie
A. DELUZARCHE	Chimie
J. COGNE	Géologie
R. WEY	Minéralogie
J. WUCHER	Physique
J. YOCCOZ	Physique mathématique
A. FUCHS	Mathématiques
Mme D. MAGNAC	Physique
R. ARMBRUSTER	Physique
Mme M. BRINI	Chimie
A. GALLMANN	Physique
M. DAUNE	Physique
J.-P. ADLOFF	Chimie nucléaire
P. MIALHE	Physiologie animale
A. ROCHE	Physique du Globe
L. HIRTH	Botanique
J. GREMILLARD	Mathématiques
G. PERNY	Physique
J. LEVISALLES	Chimie
D. BERNARD	Mathématiques
R. BARO	Physique
G. LAPRAZ	Botanique
H. DANAN	Physique
M. ZISMAN	Mathématiques
E. DANIEL	Mathématiques
F. NORGUET	Mathématiques
P. CHEVALLIER	Physique
M. GUILLAUME	Mathématiques

Secrétaire ..... G. SAINT-PE.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550011_0002

AVANT-PROPOS

Les recherches expérimentales qui font l'objet de ce mémoire ont été poursuivies au Laboratoire de Psychologie animale de la Faculté des Sciences de Strasbourg, entre 1953 *et* 1959, *sous la direction du Professeur G. Viaud.*

Il ne nous est pas possible de dire ici tout ce que nous devons à Monsieur le Professeur Viaud. Peut-être suffira-t-il de rappeler que nous lui sommes intégralement redevables de notre formation théorique et expérimentale dans le domaine de la psychologie animale et surtout de notre initiation au dur mais exaltant métier de la recherche scientifique. Pendant les douze années que nous avons passées à son Laboratoire, Monsieur le Professeur Viaud n'a cessé de nous témoigner une bienveillante sollicitude et une amicale confiance. Il s'est montré un Directeur de recherches exceptionnellement compréhensif, car il nous a laissé une entière liberté de choix quant à la délimitation initiale de notre problème et à l'orientation ultérieure des recherches. C'est pour toutes ces raisons que nous le prions d'accepter l'hommage de ce travail, en témoignage de profonde gratitude et de respectueux attachement.

Monsieur le Professeur P. Joly, de la Faculté des Sciences de Strasbourg, a bien voulu nous aider de ses conseils et de ses critiques pendant toute la durée de nos recherches. Sa connaissance approfondie de la biologie et de la physiologie des Insectes ainsi que des problèmes de la génétique nous ont été d'un grand secours. En outre, il a consenti à revoir l'ensemble de notre manuscrit. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression sincère de notre très vive reconnaissance.

Nos remerciements vont aussi à Monsieur le Professeur G. Teissier, Directeur du Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie du Centre National de la Recherche Scientifique, qui nous a accueilli pour un stage de deux mois en 1956, *mettant à notre disposition un ensemble d'élevages de* Drosophila melanogaster *unique en France, et notamment des souches sauvages prélevées dans les contrées les plus diverses. Ce stage a été dirigé avec beaucoup de compétence par Monsieur E. Bösiger, Chargé de Recherches du C.N.R.S., que nous tenons à assurer de notre très amicale reconnaissance.*

Nous voulons aussi remercier vivement Monsieur le Professeur A. Sigot, de la Faculté des Sciences de Strasbourg, qui nous a aimablement fourni nos premières souches de Drosophiles et nous a évité bien des tâtonnements lors de la constitution de notre élevage, ainsi que Monsieur le Professeur S. Nikitine, Directeur du Laboratoire de Spectroscopie de l'Université de Strasbourg, qui a bien voulu nous prêter tout l'appareillage nécessaire pour étalonner les sources lumineuses que nous avons utilisées.

Notre reconnaissance va également à tous ceux qui nous ont apporté le concours de leur compétence technique, sans laquelle ce travail n'aurait pu aboutir : Monsieur E. Dreyfus, qui a dessiné toutes les figures ; Mademoiselle D. Lévy qui a assuré la mise au point du texte dactylographié ; Monsieur R. Peter qui s'est chargé pendant des années de la confection des milieux d'élevage. Nous n'oublions pas non plus les chercheurs du Laboratoire de Psychologie animale, qui ne nous ont pas ménagé leur sympathie, leurs encouragements et leurs bienveillantes critiques. De cette aide morale qu'ils nous ont apportée, nous leur savons à tous un gré infini.

Enfin, ce nous est un agréable devoir de remercier les Maîtres qui nous ont fait l'honneur de juger ce travail : Messieurs les Professeurs G. Viaud, P. Joly et F. Stutinsky, de la Faculté des Sciences de Strasbourg et Monsieur le Professeur G. Richard de la Faculté des Sciences de Rennes. Puisse cette tâche ne pas leur avoir semblé trop ingrate, tel est le souhait que nous formons !

Strasbourg, le 1er *Mars* 1961.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

INTRODUCTION

Au seuil de cet ouvrage, nous nous proposons, en premier lieu, de situer l'étude du phototropisme de la Drosophile par rapport à la conception moderne des tropismes animaux. Nous indiquerons ensuite quels principes de méthode nous ont guidé dans la conduite du travail expérimental. Enfin, nous dirons quel plan nous avons suivi pour l'exposé de nos résultats.

A. — LA CONCEPTION MODERNE DES TROPISMES ANIMAUX.

En 1929, Rose publiait un ouvrage demeuré classique sur « La Question des Tropismes ». A cette date, l'étude des tropismes, qui avait connu une rare faveur, avec les travaux de Loeb, puis d'une multitude de chercheurs depuis 1890, souffrait d'une « maladie de langueur », car les faits expérimentaux accumulés étaient aussi nombreux qu'apparemment inconciliables. Mais dix ans plus tard la situation avait radicalement changé, à la suite de la publication de deux ouvrages d'une importance capitale, qui éclairaient le problème des tropismes d'un jour entièrement nouveau. C'étaient les « Recherches expérimentales sur le phototropisme des Daphnies » et « Le phototropisme animal », thèses de Doctorat soutenues devant la Faculté des Lettres de Strasbourg, par G. Viaud, alors Chargé de recherches du C.N.R.S. — Rappelons brièvement les points essentiels de ces études :

a) L'étude du phototropisme animal relève avant tout de la psychologie, définie comme la science objective des comportements.

b) Les comportements des Animaux, et notamment le phototropisme, ont leur causalité propre, qui ne se confond pas avec un déterminisme purement physiologique.

c) Pour saisir la nature du phototropisme, il faut avant tout mettre au jour cette causalité spécifiquement psychologique, c'est-à-dire découvrir, par une analyse expérimentale, les *facteurs de comportement* qui influencent le phototropisme.

d) Dans le cas des Daphnies, ces facteurs sont au nombre de quatre :

1° Le « *signe primaire positif* », ou « tendance constante à se tourner vers la lumière, facteur invariable, *quid proprium* de l'organisme phototropique et *primum movens* de l'ensemble de son comportement ». Chez certains

Animaux qui supportent mal la lumière, cette tendance est latente; elle s'actualise cependant si la stimulation photique est très faible.

2° La *photocinèse*, ou accélération de la locomotion par la lumière. C'est un facteur variable, qui permet d'évaluer le niveau de la tendance à aller vers la lumière.

3° La capacité d'adaptation sensorielle, ou *capacité photopathique*, facteur variable qui mesure l'aptitude individuelle à s'adapter à un éclairement donné et à le supporter pendant un temps plus ou moins long. C'est ce facteur qui règle l'alternance des phases de phototropisme positif et de phototropisme négatif, en limitant la durée des phases positives.

4° La *précision de l'orientation axiale* de l'animal dans ses trajets en direction générale de la source lumineuse. C'est un facteur variable, qui dépend des conditions d'éclairement.

Un cinquième facteur a été découvert par Viaud dans des recherches ultérieures sur le phototropisme des Planaires (1950) : c'est la *photoinhibition*, ou diminution de l'activité locomotrice sous l'influence de la lumière, qui paraît antagoniste de la photocinèse.

e) La théorie loebienne des tropismes voulait que l'orientation axiale précise des Animaux dans le champ lumineux fût l'aspect essentiel du phototropisme, la locomotion vers la source n'ayant qu'un caractère secondaire et facultatif Après d'autres auteurs, dont Carpenter (1908) sur la Drosophile, Viaud a montré que c'est la hiérarchie inverse qui est exacte. Car le phototropisme s'observe chez des Animaux éborgnés, aveuglés ou naturellement privés d'yeux: ils parviennent *tant bien que mal* aux abords de la source lumineuse, bien que leur orientation axiale soit très imprécise.

f) Chez les Daphnies, la *sensibilité dermatoptique* (ou sensibilité lumineuse diffuse du protoplasme indifférencié quant à la photoréception) croît continûment dans le spectre visible du rouge au violet. Elle est déterminante pour l'impulsion photopositive, qui constitue l'aspect essentiel du phototropisme. C'est « l'organe de la fonction phototropique ».

g) L'œil composé des Daphnies, sensible au maximum aux radiations vertes du milieu du spectre visible, joue dans le phototropisme un rôle secondaire, car il commande surtout l'orientation axiale dans le champ lumineux.

h) Lœb et Jennings, protagonistes de ce qu'on pourrait appeler *la querelle des tropismes*, s'accordaient cependant sur un point. Selon eux, le phototropisme positif et le phototropisme négatif sont des comportements de même nature, au signe près. Mais tandis que Lœb les considère comme des « mouvements forcés », sans aucun caractère adaptatif, pour Jennings au contraire, il s'agit, dans les deux cas, de réactions tendant à réaliser une meilleure adaptation de l'organisme aux conditions de l'environnement.

Viaud a pu montrer, sur les Daphnies, puis dans le cas des Planaires, que le phototropisme positif et le phototropisme négatif ne sont pas des réactions de même nature, car elles n'obéissent pas aux mêmes lois de comportement. Conformément aux idées de Lœb, les réactions photopositives doivent être conçues comme la manifestation d'un impulsion aveugle, sans aucun caractère régulateur. Au contraire, les mouvements photonégatifs seraient, comme le pensait Jennings, des réactions de fuite devant un stimulus ressenti comme « gênant » ou « pénible », par suite d'une excitation excessive ou prolongée.

Le comportement phototropique alternant d'une Daphnie pourrait être décrit et expliqué comme suit : l'animal va vers la lumière dès qu'il est adapté à son intensité et aussi longtemps qu'il en peut supporter l'action. Au-delà de ce maximum supportable, la Daphnie se détourne de la source lumineuse. Cette période photonégative doit être considérée comme une phase de repos, pendant laquelle s'effectue la régénération des substances photolabiles dégradées au cours du parcours photopositif précédent. Dès qu'un stock suffisant de pigment photosensible est reconstitué, une nouvelle phase photopositive peut s'amorcer, et ainsi de suite.

Plus récemment, un vaste corps de recherches sur le *galvanotropisme* a permis à Viaud de confirmer cette conception et de l'étendre à l'ensemble des tropismes. Parmi les réactions généralement considérées comme tropistiques, il y aurait lieu de distinguer deux types de réponses :

1° Des pseudo-tropismes ou *pathies*, obéissant à la loi psychologique générale de l'intérêt, dont le caractère régulateur se manifeste par la recherche d'un *preferendum*. Cette recherche n'est pas forcément dirigée, elle peut s'opérer *per exclusionem*, surtout chez les organismes inférieurs. Exemples de pathies : le galvanotropisme anodique, le thermotropisme, l'hygrotropisme et le phototropisme négatif.

2° Des *tropismes vrais*, comportements non-adaptatifs, caractérisés par la recherche d'un *maximum* d'excitation. La « loi du maximum d'excitation », qui se dégage de l'étude du galvanotropisme cathodique, s'appliquerait aussi au géotropisme ascensionnel et au phototropisme positif.

Dans le cas des réponses à la lumière, les termes de « loi du maximum d'excitation » et de « comportement à maximum » s'entendent de deux façons différentes, mais complémentaires. Premièrement, l'animal phototropique s'oriente et se meut vers la source lumineuse en adoptant la position qui lui assure un maximum de stimulation photique. Deuxièmement, il abandonne cette position au-delà d'une valeur maximum de l'excitant, qui coïncide avec le seuil des réactions photonégatives. Ainsi, dans le cas du phototropisme positif, le concept du signe primaire et celui de la recherche de l'excitation maximale se rejoignent et tendent à se confondre.

Assurément, il serait vain d'entreprendre ici une discussion détaillée de cette conception moderne des tropismes animaux. C'est au cours de l'exposé de nos résultats qu'une confrontation s'imposera ; nous tenterons alors de voir dans quelle mesure les notions fondamentales dégagées de l'analyse du comportement phototropique des Animaux inférieurs peuvent s'appliquer au cas des Insectes Diptères.

Pourtant, il nous paraît indispensable d'expliciter les questions de méthode évoquées aux paragraphes a), b) et c) ci-dessus, en les illustrant à l'aide de quelques exemples.

B. — QUELQUES CONSIDERATIONS METHODOLOGIQUES.

C'est Watson qui a défini la psychologie comme la science objective du comportement. La psychologie, en tant que discipline scientifique autonome, a donc un objet et des lois spécifiques, qui ne doivent pas être confondus avec ceux de la physiologie, ni de la sociologie.

En ce qui concerne plus spécialement la zoopsychologie, les comportements des Animaux, même ceux des organismes inférieurs, ne semblent pas

pouvoir être réduits au jeu d'un certain nombre de facteurs physiologiques et physico-chimiques. S'ils subissent assurément des influences aussi diverses que celles de la température ambiante, du *pH*, de l'état hormonal, etc... les actes des Animaux ont en outre un déterminisme propre, sans lequel ils ne seraient pas intelligibles.

Par conséquent, il y a lieu d'envisager, dans l'explication causale des comportements, deux ordres de facteurs :

1° Des facteurs non-spécifiques, de nature physico-chimique, physiologique ou génétique. Ils influent sur le comportement comme sur les autres caractères biologiques (morphologie et ontogénèse, fonctions physiologiques diverses, âge, sexe...) ou bien se confondent avec certains de ces caractères.

2° Des facteurs spécifiques, de nature proprement psychologique : tendances, affects, souvenirs, représentations mentales.

Pour illustrer cette distinction, revenons un moment au phototropisme des Daphnies. Ce comportement dépend de conditions physiques (par exemple, la température ambiante), chimiques (par exemple, le taux d'anhydride carbonique dissous dans l'eau), physiologiques (par exemple, les conditions de nutrition). Mais le jeu de tous ces facteurs, et de bien d'autres, ne constitue qu'un *conditionnement extrinsèque* par rapport au comportement phototropique global. Cela ne signifie pas que l'on doive négliger ces influences, quand on institue des expériences. Mais la démarche expérimentale la plus correcte consiste d'abord à contrôler les conditions extrinsèques en les maintenant aussi constantes que possible et à tenter de faire varier les facteurs intrinsèques du comportement étudié, par le truchement du stimulus adéquat. Ainsi, dans le cas du phototropisme, on procédera à des variations méthodiques de l'intensité et de la composition spectrale de la lumière, avec l'espoir de provoquer et d'enregistrer des modifications significatives du comportement global et d'en saisir ainsi le *déterminisme intrinsèque*.

C'est seulement dans un second temps de la recherche qu'il sera avisé de prolonger l'analyse expérimentale en direction de tel ou tel facteur physiologique ou physico-chimique. Procéder à l'inverse c'est aller à l'encontre de toutes les règles de la méthode scientifique, c'est planter un rideau d'arbres pour se dissimuler la forêt.

Mais on peut se demander quelle est la nature des facteurs psychologiques intrinsèques. Peut-on se faire une idée concrète et objective de ce qu'est une tendance, une représentation, un souvenir, comme cela est possible pour des facteurs physiques tels que la température et l'humidité aérienne, pour des facteurs physiologiques tels que l'âge ou le niveau des échanges métaboliques ? Nous répondrons qu'en effet les facteurs psychologiques du comportement ne sont pas des *phénomènes*, au sens étymologique du terme ; ni le scalpel le plus adroit, ni le microdosage le plus sensible, ni les techniques électrophysiologiques les plus raffinées ne sont susceptibles de les mettre en évidence. Ce sont des *processus inférés* à partir de tout un ensemble d'observations et de relations expérimentales. Un exemple pris au hasard dans le domaine de la psychologie des Invertébrés suffira à illustrer cette notion :

Quand une ombre passe sur le corps étendu d'une Limnée, le Mollusque rentre brusquement dans sa coquille : c'est la *réaction skioptique*. Mais si le passage de l'ombre n'est suivi d'aucune agression, la Limnée ne tarde pas à s'étendre à nouveau hors de son abri naturel. Une nouvelle obscuration, quelques secondes plus tard, entraîne un second retrait. Puis, au fur et à mesure

que l'on répète les stimuli skioptiques, les rétractions s'affaiblissent et deviennent moins constantes; elles finissent même par disparaître complètement. L'inhibition de la réaction skioptique ne résulte pas d'une fatigue musculaire, car les mêmes mouvements de retrait peuvent encore être évoqués, en réponse à un léger choc sur la coquille. Il ne s'agit pas non plus d'une adaptation sensorielle des photorécepteurs, car des stimuli espacés de minute en minute suffisent à provoquer le blocage de la réponse.

Pour comprendre ce processus, on doit supposer que la réaction skioptique est une *réaction naturelle de défense,* qui s'éteint à la longue parce que la Limnée a formé le *souvenir* du caractère inoffensif des obscurations répétées. Ces deux inférences logiques sont indispensables pour interpréter correctement le comportement du Mollusque; elles peuvent être vérifiées par les expériences suivantes:

a) Quand on associe au passage de l'ombre un léger choc sur la coquille, le stimulus skioptique recouvre immédiatement son efficacité initiale et redevient capable de provoquer *à lui seul* le retrait du corps; celui-ci peut donc être interprété comme une réaction de défense.

b) La restauration de la réaction skioptique s'effectue d'ailleurs spontanément au bout d'un certain temps de repos. La Limnée a *oublié* le caractère inoffensif des obscurations dans la situation expérimentale. Le réapprentissage est d'autant plus rapide que l'intervalle écoulé entre les deux séries d'obscurations est plus bref. Et Piéron (1909) a pu montrer que la rétention évolue dans le temps suivant une loi logarithmique décroissante, identique, aux paramètres près, à la loi de l'oubli chez l'Homme.

Ainsi, pour comprendre le comportement de la Limnée en réponse à des obscurations répétitives, nous devons invoquer la constitution, chez cet organisme, d'un processus qui a tous les caractères objectifs d'un souvenir. Une telle conclusion se réfère évidemment à notre expérience interne humaine et nous sommes incapables, en l'état actuel de nos connaissances, de la rattacher à un déterminisme physiologique précis. Pourtant, elle est hautement probable, dans la mesure où elle rend compte des faits observés d'une façon complète et parfaitement adéquate. Se refuser à procéder à des inférences de ce genre *quand cela est indispensable et seulement dans ce cas* conduirait à rendre la recherche stérile en la réduisant à une opération purement descriptive, certes d'une irréprochable objectivité, mais privée de toute possibilité d'interprétation et de découverte d'hypothèses nouvelles.

L'Histoire de la Science nous apprend d'ailleurs que c'est le lot de toute discipline, à un moment donné de son développement, de procéder par inférences. Ainsi, la connaissance de l'électricité s'est limitée fort longtemps à celle de ses effets: déviation d'une aiguille aimantée, électrolyse, etc... De même, en Biologie, la nature des vecteurs des caractères héréditaires n'a pas été connue d'emblée. Pourtant nul généticien sérieux ne s'est refusé systématiquement à accepter et à utiliser l'hypothèse féconde de T. H. Morgan, sous le prétexte que les gènes étaient seulement des facteurs inférés, et non des phénomènes sensibles.

Or les tendances, les affects, les souvenirs, les représentations mentales des Animaux sont à la Zoopsychologie ce que les gènes étaient, il y a peu d'années encore, à la Science de l'Hérédité, car ce sont les déterminants de l'activité des Animaux. Même si leur nature réelle ne nous est pas encore connue, même si leur caractère unitaire doit un jour être remis en

question, aucun zoopsychologue averti ne se refusera à admettre leur existence, pourvu qu'elle soit dûment établie par l'expérience.

Pour résumer ces quelques considérations méthodologiques, nous énoncerons les propositions suivantes :

a) Le comportement des Animaux est régi par des facteurs de deux ordres, constituant d'une part leur *causalité intrinsèque* (actions et interactions de facteurs proprement psychologiques, inférés à partir de la connaissance des relations entre les modalités de la stimulation adéquate et le comportement global) ; d'autre part leur *conditionnement extrinsèque* (influence de facteurs physico-chimiques et biologiques sans rapport spécifique avec le comportement étudié).

b) Cette distinction ne doit pas être confondue avec celle, classique, des facteurs externes et internes du comportement : il peut y avoir des facteurs externes intrinsèques (le stimulus adéquat, par exemple) et des facteurs internes extrinsèques (les conditions de nutrition, par exemple).

c) Toute étude d'un comportement inconnu doit commencer par mettre au jour son déterminisme intrinsèque. C'est là le travail du psychologue.

d) L'étude des conditions extrinsèques doit être entreprise ensuite, par la mise en œuvre de méthodes et techniques biologiques (physiologiques, génétiques) appropriées.

C. — PLAN DE L'OUVRAGE

Les considérations précédentes laissent entrevoir vers quels buts et dans quel ordre nous avons conduit nos recherches sur le phototropisme de la Drosophile et le plan que nous adopterons pour exposer nos résultats.

Nous avons essayé, en permier lieu, de découvrir les principaux facteurs intrinsèques qui régissent ce comportement : la Première Partie de ce mémoire sera consacrée à l'exposé de nos données sur ce point et à leur confrontation avec la théorie générale de Viaud. Nous nous demanderons notamment si les Drosophiles, dans leurs réactions phototropiques positives, obéissent à la loi du maximum d'excitation, et dans quelle mesure on peut assigner aux réactions négatives un caractère régulateur.

Dans la Seconde Partie, nous étudierons quelques unes des conditions extrinsèques du phototropisme, plus spécialement la question du conditionnement *neuro-sensoriel* et *génétique* de ce comportement.

L'existence chez la Drosophile, comme chez la plupart des Insectes, de deux types d'organes photorécepteurs, les yeux composés et les ocelles frontaux, pose en effet le problème de leur rôle respectif dans les réponses à la lumière. Si les fonctions des yeux composés des Insectes sont actuellement assez bien connues, on a, par contre, attribué aux ocelles les propriétés les plus diverses et les plus contradictoires, et la question mérite d'être éclaircie. Dans le même ordre d'idées, nous examinerons si le sens dermatoptique, qui joue un rôle éminent dans le phototropisme des Arthropodes inférieurs, intervient aussi chez les Insectes.

D'autre part, le système nerveux des Diptères présente une organisation très élaborée, surtout remarquable par une concentration ganglionnaire qui ne se rencontre dans aucun autre ordre d'Insectes. Il est intéressant de rechercher si cette centralisation se traduit par un progrès dans l'intégration des afférences sensorielles et dans la diversification des comportements.

Enfin, la Drosophile est un matériel biologique de choix pour étudier les problèmes d'hérédité du comportement et de zoopsychologie différentielle, à cause du grand nombre de souches sauvages et mutantes disponibles et de la connaissance approfondie des mécanismes de l'hérédité dans cette espèce. Nous montrerons que certains aspects du phototropisme sont des caractères héréditaires quantitatifs et nous rechercherons quels types de mécanismes interviennent dans leur détermination génétique. Nous montrerons aussi qu'il existe entre diverses souches sauvages et mutantes des différences très nettes dans le degré de l'attraction phototropique et nous examinerons, finalement, si la variation des comportements est susceptible d'intervenir dans l'évolution des espèces, au même titre que la variation morpho-physiologique.

Cette délimitation des problèmes expérimentaux pourra paraître arbitraire à certains égards. En fait si nous nous sommes laissé guider par certaines curiosités personnelles particulièrement vives pour opérer une sélection, il nous a fallu tenir compte également de l'existence d'une vingtaine de travaux antérieurs portant aussi sur le phototropisme de la Drosophile. Nous allons maintenant en rappeler les résultats principaux.

HISTORIQUE DES RECHERCHES SUR LE PHOTOTROPISME DE LA DROSOPHILE

C'est à Carpenter (1905) que nous devons les premières recherches sur le phototropisme de *Drosophila ampelophila* (= *melanogaster*). L'auteur distingue très nettement deux aspects dans ce comportement : un aspect *cinétique* (augmentation de l'activité générale sous l'effet de la lumière) et un aspect *directionnel* (orientation générale de la locomotion vers la source lumineuse). Les Drosophiles seraient des Insectes essentiellement photopositifs, même pour des éclairements très intenses (en lumière blanche). Selon Carpenter, les Drosophiles ne présenteraient en aucun cas de phototropisme négatif vrai, mais seulement une photo-indifférence s'installant rapidement après le début de l'illumination, à moins d'entretenir leur excitabilité générale à un certain niveau, par exemple en communiquant au récipient contenant les animaux des ébranlements mécaniques assez forts. — Dans un travail ultérieur, Carpenter (1908) a étudié les réactions de Drosophiles éborgnées par vernissage d'un des yeux composés. Dans un faisceau lumineux horizontal, on n'observerait que très rarement des mouvements de manège complets : la tendance à pivoter du côté de l'œil intact serait compensée d'emblée par des pivotements saccadés en sens inverse, permettant à l'animal borgne de garder *grosso modo* le cap sur la source lumineuse. L'auteur souligne que la théorie des tropismes de Lœb, alors règnante, ne rend nullement compte d'une telle régulation. Ce n'est pas, nous dit-il, l'orientation axiale précise dans les lignes de forces du champ énergétique qui est essentielle pour caractériser un tropisme, mais la locomotion dans la direction générale de la source de l'excitant. Ces idées, dont la justesse est à présent très généralement reconnue, n'étaient pas monnaie courante au début du siècle.

Gross (1913) est l'auteur du premier travail sur le phototropisme en lumières colorées effectué dans de bonnes conditions techniques : il utilise en effet des radiations monochromatiques d'égale énergie. La méthode de Gross consiste à proposer aux Insectes en expérience un « choix », soit entre une lumière monochromatique et l'obscurité, soit entre deux lumières colorées. Le résultat principal est le suivant : entre 645 mμ (rouge) et 475 mμ (bleu), le pouvoir attractif de radiations isoénergétiques varie en raison inverse de leur longueur d'onde.

Cette méthode de choix, reprise ultérieurement par plusieurs auteurs, n'est pas à l'abri de toute critique. Elle n'est valable, en toute rigueur, que pour des Animaux photopositifs ou photonégatifs en permanence. Mais si la population expérimentale présente un phototropisme alternant, les résultats sont difficilement interprétables.

Les recherches de Mc Ewen (1918) élève du généticien T. H. Morgan, sont intéressantes et même remarquables à bien des égards. Cet auteur

est en effet le premier qui ait institué une méthode statistique pour mesurer l'attraction phototropique de Drosophiles en groupes. Dans les expériences de Mc Ewen, les Insectes sont introduits par lots de 10 dans un tube de verre horizontal de 90 cm de long et de 3 cm de diamètre, traversé par un faisceau lumineux, de part en part. Leur point de départ est à l'opposé de la source lumineuse. Au bout d'une minute, on relève la répartition des animaux à l'aide d'une graduation qui divise le tube en cinq portions d'égale longueur; ces classes sont désignées par les valeurs numériques 0, 25, 50, 75 et 100, cette dernière étant la plus proche de la lumière. L'indice du phototropisme est égal à la position moyenne des 10 animaux en expérience. Exemple: s'il y en a 2 dans la classe 50 et 8 dans la classe 100, l'indice sera:

$$\frac{(50 \times 2) + (100 \times 8)}{10} = 90$$

Cette méthode est identique dans son principe à celle du « centre de gravité statistique », qui a été instituée par G. Viaud (1938) et que nous avons adaptée à nos propres expériences.

Les principaux résultats du travail de Mc Ewen sont les suivants:

1° « L'intensité » du phototropisme dépend de certains facteurs propres au sujet réagissant: âge, sexe et état de nutrition sont les plus importants. Les femelles sont plus attirées par la lumière que les mâles pendant les premières heures de la vie imaginale. La réactivité photique augmente, dans les deux sexes, jusqu'à un maximum qui se situe vers l'âge de 4 - 5 jours. Les animaux en état d'inanition sont plus intensément photopositifs que ceux qui sont abondamment nourris.

2° Pour Mc Ewen, comme pour Carpenter, il n'y a pas de phototropisme négatif chez les Drosophiles.

3° Le phototropisme positif serait avant tout le fait des yeux composés; car des mutants *eyeless* (tare à manifestation variable) aux yeux de surface quasi-normale sont beaucoup plus attirés par la lumière que des animaux de même souche, dont les yeux sont très régressés. Le rôle éventuel des ocelles n'est pas envisagé.

4° Le degré de l'attraction phototropique est également régi par le jeu de facteurs géniques sans rapport évident avec la photoréception: ainsi le gène *tan*, qui conditionne une très discrète variante de la pigmentation sauvage en même temps qu'une photo-indifférence totale. Témoins, aussi, certaines mutations affectant la forme et la grandeur des ailes (*vestigial, strap, curled*) qui réduisent le degré de l'attraction phototropique. L'ablation partielle ou totale des ailes entraîne d'ailleurs les mêmes conséquences chez des animaux de type sauvage.

Tous ces résultats illustrent bien la complexité du conditionnement physiologique et génétique du comportement phototropique. Deux réserves importantes doivent être faites, concernant les données de Mc Ewen: tout d'abord, cet auteur méconnaît entièrement les phénomènes de phototropisme négatif, qu'il aurait facilement pu mettre en évidence en prolongeant la durée de l'exposition des animaux à la lumière, ainsi qu'en observant le comportement d'individus isolés. D'autre part, tous les résultats rapportés plus haut ont été obtenus en soumettant les Drosophiles à l'action d'ébranlements mécaniques pendant toute la durée de l'épreuve, afin de sensibiliser le phototropisme positif. Il est difficile de dire si les différences raciales observées dans ces conditions portent spécifiquement sur le phototropisme ou si elles résultent de variations dans la sensibilité vibratoire. Le procédé

de la sensibilisation mécanique ne peut être utilisé licitement qu'au sein d'une seule et même souche, sur des animaux se trouvant tous dans le même état physiologique ; il n'est donc applicable qu'à des problèmes tout à fait particuliers. Si nous insistons sur ce point, c'est que plusieurs auteurs, après Carpenter et Mc Ewen, ont usé et abusé de la sensibilisation vibratoire.

Outre les travaux fondamentaux dont nous venons de relater l'essentiel, il s'en rencontre un grand nombre, généralement plus récents, dans la littérature. Pour la commodité de l'exposition, nous les classerons en deux rubriques, conformément aux préoccupations dominantes de leurs auteurs :

— recherches à dominante physiologique ;

— recherches à dominante génétique.

RECHERCHES A DOMINANTE PHYSIOLOGIQUE.

Lutz et Ritchmeyer, dans une brève note parue en 1922, signalent que *Drosophila melanogaster* est attirée par la lumière ultra-violette de Wood (360 mμ de longueur d'onde environ). La sensibilité à l'ultra-violet chez les Insectes est d'ailleurs connue depuis les travaux du myrmécologue Lubbock.

Mentionnons pour mémoire un travail de Hamilton (1922) qui a cru pouvoir utiliser le phototropisme de *Drosophila* pour démontrer que cet Insecte possède une vision discriminative des couleurs. Le principe de l'expérience de Hamilton est le suivant : on introduit un lot de Drosophiles dans un tube de verre horizontal, éclairé aux deux extrémités par deux lumières monochromatiques de longueurs d'onde différentes, dont on ajuste les énergies, de manière à obtenir une répartition homogène des animaux (qui traduirait un équilibre entre les actions de deux faisceaux lumineux). Puis l'une des lumières est éteinte après un certain temps ; les Insectes se dirigent alors vers l'autre source lumineuse. Au bout de quelques minutes, ce phototropisme s'atténue (adaptation à la lumière expérimentale) et, quand on rallume la lumière opposée, on constate que l'équilibre initial est rompu : les Drosophiles délaissent la lumière à laquelle leurs photorécepteurs sont adaptés et se rassemblent toutes au voisinage de l'autre source lumineuse. C'est donc, nous dit l'auteur, que la Drosophile est capable de discriminer les deux lumières en se fondant uniquement sur leur qualité chromatique. Pour la critique de ces expériences, nous renvoyons le lecteur à un article de Gerda Lemke (1935), ainsi qu'à un rapport de Viaud (1958) sur la vision chromatique dans le règne animal.

Les recherches de Bozler (1926) concernent le rôle des ocelles frontaux dans le déterminisme de l'attraction phototropique. Des Drosophiles aux yeux composés laqués se comportent en aveugles et ne présentent plus de phototropisme. En revanche le vernissage des ocelles n'élèverait pas le seuil de la sensibilité photique globale des animaux ; cette opération serait également sans influence sur les processus d'orientation phototropique. Le rôle principal des ocelles frontaux serait d'assurer la photocinèse : car des Drosophiles adaptées à l'obscurité complète, puis brusquement soumises à l'action d'une lumière intense réagissent plus rapidement quand leurs ocelles sont libres que lorsqu'ils sont aveuglés par un vernis. Les ocelles seraient donc avant tout des *organes de stimulation,* assurant le maintien de l'excitabilité du système nerveux central à un niveau suffisant. Ces conclusions présentent un grand intérêt ; mais les techniques expérimentales

de Bozler sont des plus frustes: par exemple, les animaux sont examinés par lots de 30 dans un tube de 15 cm de long seulement. Et les résultats ne sont pas quantitatifs. Par conséquent, ce sont des expériences entièrement à reprendre.

En 1933 paraît un important mémoire de Bertholf sur l'efficacité des radiations spectrales visibles et ultra-violettes pour l'attraction phototropique de *D. melanogaster*. Comme Gross, Bertholf utilise une méthode de choix entre deux lumières, ce qui suppose que tous les animaux soient photopositifs en permanence. Or des expériences de contrôle (choix entre une lumière et l'obscurité) montrent que cette condition n'est pas remplie intégralement et qu'une fraction non négligeable des groupes expérimentaux choisit le compartiment obscur (phototropisme négatif). La courbe d'efficacité spectrale (Fig. 1) présente deux maxima d'inégale importance; le principal se trouve à 365 mμ, dans l'ultra-violet de Wood; le maximum secondaire est dans le bleu de 487 mμ de longueur d'onde. Les limites extrêmes du spectre efficace seraient à 235 mμ dans l'ultra-violet et à 625 mμ dans le rouge. La courbe de Bertholf se réfère évidemment à la *sensibilité photique globale* des Drosophiles. Les maxima mis en évidence résultent de l'excitation de deux systèmes photorécepteurs au moins, les yeux composés et les ocelles. Pour rendre compte de l'efficacité des radiations ultra-violettes, l'auteur envisage même l'intervention éventuelle d'une sensibilité lumineuse extra-oculaire.

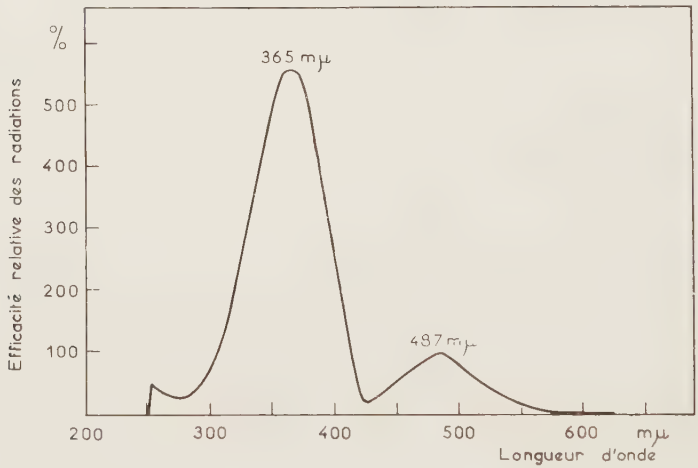

FIGURE 1. — Réactivité spectrale phototropique de la Drosophile, dans le visible et l'u.-v., d'après les données de Bertholf (1933). *Ordonnées:* efficacité relative des radiations monochromatiques, en pourcentage de la valeur à 487 mμ. *Abcisses:* longueur d'onde des lumières spectrales.

Les possibilités et les conditions de la perception de l'ultra-violet par les Insectes (et en particulier la Drosophile) sont précisées par d'intéressantes recherches de Lutz et Grisewood (1934). Les yeux composés ne seraient pas incapables d'être excités par l'ultra-violet, car les milieux

optiques des ommatidies sont encore transparents à des radiations de 254 mμ de longueur d'onde (chez *Apis* et *Sarcophaga*). D'autre part, chez la Drosophile, des yeux composés broyés ne présentent aucune fluorescence quand ils sont exposés à des lumières ultra-violettes auxquelles cet Insecte réagit bien. En sorte que, si les yeux composés des Insectes interviennent dans la vision de l'ultra-violet, cette perception est directe et ne se fait pas, comme l'avait supposé von Hess (1920), par l'intermédiaire d'une fluorescence évoquée au niveau des ommatidies.

Brown et Hall (1936) ont étudié le phototropisme de *Drosophila melanogaster* dans un appareil à choix (tube en Y) qui met surtout en évidence l'effet orientant de la lumière, aux dépens de son effet cinétique. Quatre phénotypes ont été examinés dans cet appareillage : une souche sauvage et trois mutants : *white* (yeux dépigmentés), *Bar* (yeux et ganglions optiques fortement régressés) et *Bar white*. Le seuil de la réactivité à la lumière blanche dépendrait uniquement de la surface oculaire fonctionnelle et non de la pigmentation des yeux composés.

En lumière ultra-violette de Wood (365 mμ), la réactivité des mutants aux yeux barrés est bien inférieure à celle des animaux aux yeux normaux. Remarquons pourtant que ce fait ne suffit pas à prouver l'intervention des yeux composés dans la perception de l'ultra-violet. En effet, il est possible que les *ocelles frontaux* des *Bar* soient affectés aussi par la mutation et ne soient pas normalement fonctionnels (par suite d'un phénomène de pléiotropie) ; ils pourraient alors être en partie responsables de la différence de comportement observée. L'intervention de l'ambiance génétique doit être envisagée aussi, car les souches comparées ne sont pas homogènes au point de vue de leur génotype total.

Les résultats des expériences en lumières monochromatiques visibles sont de peu d'intérêt, car les auteurs n'ont pas opéré à égalité d'énergie pour toutes les radiations. Signalons pourtant l'existence d'un maximum réactionnel très accusé dans le vert-bleu (510 mμ).

Fardon, Carroll et Sullivan (1937) ont comparé les réactions à des lumières monochromatiques d'égale énergie chez des Drosophiles de type sauvage. La technique expérimentale utilisée est la suivante : les animaux sont mis dans une cuve transparente à faces parallèles, interposée entre la source monochromatique et une cellule photo-électrique couplée avec un galvanomètre. Le faisceau lumineux n'éclaire que le milieu de la cuve et le pouvoir excitant relatif des diverses radiations est évalué par la déflexion du spot du galvanomètre résultant du rassemblement des Insectes sur la plage illuminée. Par cette méthode originale, les auteurs confirment les données de Gross : croissance continue de la réactivité dans le spectre visible du rouge au violet. Mais la courbe ainsi établie (de même que celle de Gross) ne comporte que quatre points entre 700 et 400 mμ. Qui plus est, les résultats de Fardon et de ses collaborateurs sont entachés d'un grave artefact. Car les Insectes groupés sur la plage lumineuse ne se comportent pas comme un écran-filtre neutre : l'absorption spectrale de leur cuticule est sélective et croît régulièrement du rouge au violet parallèlement à la « réactivité » photique (Fig. 2).

Des expériences comparatives sur la photocinèse de mutants présentant des altérations de la pigmentation oculaire montrent que la vitesse photopositive la plus élevée s'observe chez les mutants *sepia* et *brown* (prédominance des pigments oculaires bruns) ; viennent ensuite les animaux de type sauvage, puis ceux dont les yeux sont dépourvus de pigment brun (*vermilion*), enfin les *white*. Mais ces expériences aussi sont très criticables car les

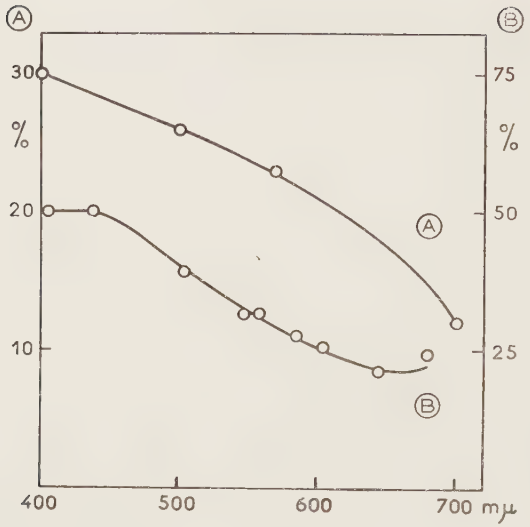

FIGURE 2. — *Courbe A:* réactivité spectrale de la Drosophile, en réponse à des lumières monochromatiques visibles d'égale énergie. Données de Fardon, Carrol et Sullivan (1937). - *Courbe B:* courbe d'absorption spectrale de la cuticule mésothoracique dorsale chez la Drosophile (voir aussi la Fig. 38, Chapitre VIII). - *Ordonnées A:* diminution relative du courant maximum de la cellule photo-électrique, mesurant la « réactivité ». *Ordonnées B:* absorption spectrale, en pourcentage de la lumière incidente. *Abcisses:* longueur d'onde de la lumière.

souches comparées ne sont pas isogénisées et, d'autre part, les auteurs ont employé un procédé de sensibilisation mécanique du phototropisme, dont nous avons déjà signalé les inconvénients.

Les travaux de Fingerman (1952) et de Fingerman et Brown (1952 - 53) peuvent être relatés ensemble. Les auteurs ont repris intégralement la technique de l'appareil à choix en Y de Brown et Hall, d'une part dans le but d'étudier les relations entre la pigmentation des yeux composés et la réactivité à des lumières spectrales (entre 366 et 700 mμ de longueur d'onde), d'autre part en vue de démontrer l'existence d'une vision discriminative des couleurs chez la Drosophile. Des expériences portant sur six mutants qui diffèrent par la pigmentation des yeux montrent que la réactivité photique (mesurée par le pourcentage d'animaux qui choisissent le bras éclairé du tube en Y) est d'autant plus élevée que la pigmentation oculaire est plus sombre: les *sepia* sont les mutants les plus attirés, les *white* ceux qui présentent les réactions « positives » les moins nettes. D'après Fingerman, les différences ainsi mises en évidence seraient liées aux variations de l'acuité visuelle et de la précision de l'orientation, deux caractères directement influencés par le pouvoir absorbant des fourreaux pigmentaires périommatidiens. Mais les résultats concordants de Fardon et collaborateurs ne font intervenir ni l'acuité visuelle ni la précision de l'orientation et l'explication de Fingerman n'est pas entièrement satisfaisante.

Au point de vue de la sensibilité spectrale, les résultats de Fingerman confirment ceux de Bertholf en ce qui concerne l'influence de la lumière de Wood, qui est la plus attractive pour les animaux de toutes les races. Un second maximum s'observerait dans la région moyenne du spectre visible, entre 520 et 550 mμ (au lieu de 487 mμ, selon Bertholf). Mais l'auteur n'a pas utilisé des radiations iso-énergétiques, et les courbes d'efficacité spectrale publiées ne présentent guère qu'un intérêt indicatif.

Les courbes des variations de la réactivité en fonction de l'intensité des lumières spectrales sont toutes croissantes, mais elles présentent des formes diverses selon les longueurs d'onde. Fingerman y voit une première présomption en faveur de l'existence d'une vision discriminative des couleurs chez la Drosophile.

L'existence d'un *phénomène de Purkinje* mis en évidence par la même technique constituerait un second argument à l'appui de cette hypothèse : chez les Drosophiles de type sauvage, le maximum de réactivité aux lumières du spectre visible se décale de 530 mμ, dans les conditions de la vision photopique, à 480 mμ en vision scotopique (avec un stade intermédiaire, mésopique, où les deux maxima sont présents).

Enfin, dans des épreuves de choix entre une lumière spectrale et une lumière blanche ayant une efficacité du même ordre, le comportement des Drosophiles est très différent, selon qu'elles ont été préalablement adaptées à l'obscurité complète (prédominance du « système scotopique » hypothétique) ou à une lumière blanche forte (prédominance du « système photopique »).

Que dire de cet ensemble de résultats, sinon qu'ils seraient infiniment plus convaincants si les ocelles frontaux étaient hors jeu ? Or le phototropisme se prête mal à une telle dissociation, puisqu'il est fortement déprimé par le vernissage des ocelles (voir ci-dessus les données de Bozler). Nous pensons, avec Gerda Lemke (1935) et Viaud (1958), que l'étude du phototropisme ne peut ni confirmer, ni infirmer l'hypothèse de l'existence d'une vision discriminative des couleurs dans une espèce donnée ; car les réactions phototropiques des Animaux dépendent avant tout de la brillance subjective des radiations lumineuses utilisées.

RECHERCHES A DOMINANTE GENETIQUE

Le premier travail concernant l'hérédité du phototropisme chez la Drosophile est dû à Payne (1911). Cet auteur note que l'élevage des Drosophiles à l'obscurité ne modifie pas des caractères morphologiques tels que la pigmentation générale du corps ou la structure de l'œil composé. Il recherche alors si l'élevage à l'obscurité permanente pendant plusieurs générations ne finit pas par retentir sur la vitesse des déplacements photopositifs. Il constate que les descendants d'une lignée élevée pendant 69 générations à l'obscurité sont plus rapides que ceux d'une lignée élevée à la lumière. Malheureusement Payne n'indique pas la dispersion statistique de ses résultats expérimentaux et, comme l'écart observé entre les deux souches est relativement faible, on peut se demander s'il est réellement significatif. D'ailleurs la conclusion prudente de l'auteur reflète assez fidèlement cette incertitude.

Cole (1922) étudie la vitesse moyenne d'ascension vers une source de lumière blanche, chez des Drosophiles placées dans un tube vertical, sous la lampe. Entre l'obscurité quasi-totale et 1500 lux, la vitesse passe graduellement de 1,5 à 2,8 cm/s. Dans les mêmes conditions, les Insectes de

type *vestigial* ont une vitesse de grimpée qui varie de 1,4 à 2,5 cm/s. Quant aux mutants *white*, ils sont moins nettement photopositifs et s'orientent avec moins de précision. D'après Cole, la vitesse de grimpée obéirait à la loi de Weber-Fechner : croissance linéaire avec le logarithme de l'éclairement. Mais l'ajustement des données expérimentales avec la loi théorique est très imparfait. Le contraire serait surprenant, attendu que le phénomène mesuré n'est pas pur : c'est un mélange de phototropisme positif et de géotropisme ascensionnel ; quand l'éclairement est fort, c'est peut-être le phototropisme qui l'emporte, mais en lumière faible, le géotropisme est certainement prédominant.

Dans les mêmes conditions expérimentales, Mc Ewen (1925) obtient d'ailleurs des résultats très différents. Contrairement à l'opinion de Cole, la plus faible vitesse de grimpée des *vestigial* par rapport aux *wild* ne tiendrait pas à une équilibration défectueuse. Car les différences de vitesse entre les deux phénotypes subsistent dans des expériences en tube horizontal. Autre différence importante : tandis que les *vestigial* se détournent rapidement de la source lumineuse et exécutent fréquemment des trajets en sens opposé, ce fait serait exceptionnel chez les *wild* dans les conditions expérimentales adoptées. Mc Ewen reconnaît donc implicitement l'existence de réactions photonégatives, au moins chez le mutant *vestigial*, tandis que dans son travail de 1918, il décrivait le comportement de la même race comme une simple photo-indifférence. Mais ce qui fait surtout l'intérêt de la controverse entre Cole et Mc Ewen, c'est que ce dernier invoque, pour rendre compte de leurs divergences, un facteur qu'il décrit comme « une différence fondamentale dans le caractère (« character ») des Insectes utilisés ». Le généticien de 1960 songera immédiatement à l'intervention possible de modificateurs. Nous allons voir que certains auteurs n'ont pas manqué de contrôler, dans toute la mesure du possible, le rôle de l'ambiance génétique.

Dans une courte note, Scott (1937) établit l'existence de différences héréditaires portant sur la photocinèse (vitesse du premier trajet photopositif) entre des souches *wild, brown et white*, toutes trois endogames : la souche *white* est la plus lente, la souche *brown* la plus rapide. Ces résultats sembleraient donc confirmer les données de Fardon, Carroll et Sullivan et celles de Fingerman.

Mais Scott, qui a utilisé lui aussi le procédé de la sensibilisation mécanique, montre que les différences observées entre les trois phénotypes sont étrangères à la photoréception : la « photocinèse » intense des *brown* s'explique par leur extrême sensibilité vibratoire. La « photocinèse » médiocre des *white* est liée à leur faible vitesse propre de locomotion, indépendamment du phototropisme.

Dans une étude ultérieure, Scott (1943) reprend des expériences analogues, mais portant sur des lignées *isogénisées*, qui ne diffèrent plus entre elles, du moins en principe, que par un seul gène (1). Les résultats de Scott montrent qu'une isogénisation pratiquée pendant 12 à 15 générations successives abolit les différences de photocinèse entre les lignées *brown* et *wild*. Par contre, la différence entre les *white* et les deux autres lignées résiste à une vingtaine de générations efficaces d'isogénisation. Donc le gène *white* (ou un gène très voisin sur le chromosome *X*) semble conditionner un degré peu élevé de la photocinèse. Dans le déterminisme génétique du

(1) Pour la méthode de l'isogénisation, voir le chapitre suivant (Méthodes et techniques).

comportement, il faut par conséquent envisager deux types d'influences : celles de gènes majeurs connus et identifiables, et celles de facteurs héréditaires discrets qui conditionnent l'hérédité de nombreux caractères quantitatifs. Remarquons en outre que les gènes majeurs peuvent modifier le comportement de deux façons différentes : soit par l'intermédiaire de l'effet le plus visible du gène (par exemple, la pigmentation des yeux composés dans le cas du phototropisme), soit par le jeu d'un mécanisme pléiotrope agissant de façon médiate ou immédiate. Les résultats de Scott ne sont pas discutés à cet égard, mais nous aurons l'occasion de revenir sur ce point dans l'exposé de nos recherches (Chapitre X notamment).

Barigozzi et Tonissi (1946) ont repris le problème abordé par Scott. Dans leurs expériences, les Drosophiles sont placées par groupes de 100, sous narcose à l'éther, dans une chambre noire oblongue (25 cm dans la plus grande dimension). Une fenêtre pratiquée dans l'un des petits côtés admet un faisceau horizontal divergent de lumière blanche. Quand les Drosophiles se réveillent, on étudie leur répartition dans la boîte, par rapport au point d'entrée de la lumière. Cette technique assez primitive a cependant permis aux auteurs d'apporter deux contributions intéressantes au problème du déterminisme génétique des réactions à la lumière.

1° Il existe, entre plusieurs souches endogames (*wild* Oregon, *cinnabar, apricot, eosin, blood, buff, Bar* et *eyeless*) des différences de réactivité photique présentant une constance héréditaire remarquable.

2° La comparaison entre une souche sauvage (*wild* Oregon) et une souche mutante (*white*) isogénisée à la souche sauvage révèle non seulement un écart très considérable entre les deux lignées, mais aussi des variations dans le degré de cette dissemblance, selon le degré de l'isogénisation. Fait surprenant : le comportement à la lumière des *white* est d'autant plus différent de celui des *wild* que le nombre des générations d'isogénisation est plus élevé (entre zéro et sept *back-crosses* consécutifs). En d'autres termes, dans ce cas particulier, l'homogénéisation des génomes des deux souches se traduit par une hétérogénéité croissante des réactions photiques. Ces données s'opposent radicalement à celles de Scott et leur interprétation est très difficile. D'après les auteurs, on doit en retenir que le déterminisme héréditaire du phototropisme est essentiellement *polygénique* et que les variations inter-raciales ne sont à rapporter que partiellement à des mutations morphologiques, touchant par exemple la pigmentation des yeux composés ou le nombre des ommatidies. Les gènes responsables de telles mutations agiraient en coopération avec des gènes physiologiques, situés en d'autres points des chromosomes.

Dans un travail récent, Dürrwächter (1957) donne une étude d'ensemble assez complète de l'orientation phototropique chez la Drosophile, et surtout il reprend et confirme les résultats de Payne (voir plus haut, p. 25).

Le phototropisme des larves est généralement négatif, comme Grosz l'avait déjà montré en 1913 pour *Calliphora erythrocephala*. Toutefois, on observe une incidence statistiquement significative de larves qui s'orientent *ménotactiquement*, perpendiculairement à la direction du faisceau lumineux. Chez les larves, on n'observe pas de différences nettes entre une souche sauvage et différents mutants, ni même entre des individus appartenant aux espèces *melanogaster* et *funebris*. Les conditions d'éclairement au cours de l'élevage n'influent pas sur le comportement des larves.

Le phototropisme des Insectes parfaits a été étudié à deux points de vue différents : orientation (sur un plan horizontal) et degré de l'attraction (dans un tube horizontal). A l'inverse des larves, les imagos de *melanogaster*

(race sauvage) s'orientent préférentiellement vers la lumière; toutefois ils présentent également un nombre appréciable d'orientations ménotactiques perpendiculaires à la direction des rayons lumineux. Les mutants *vestigial* sont moins rapides que les animaux de type sauvage, mais s'orientent de même. Par contre, les mutants *curled, vestigial-ebony* et l'espèce *funebris* (type sauvage) sont beaucoup moins nettement photopositifs, et leur orientation axiale est bien moins précise.

Pour mesurer la photocinèse, Dürrwächter a repris la technique de Mc Ewen. Il met en évidence des variations assez nettes dans le comportement d'une dizaine de souches, génétiquement très hétérogènes et porteuses de zéro à quatre mutations. Il n'est pas question de chercher à mettre en relation ces mutations avec les modalités du phototropisme. Tout au plus peut-on noter que ce sont les mutants *vestigial* qui se montrent le moins attirés par la lumière (vérification des résultats de Mc Ewen et de Cole).

Mais les recherches les plus originales de Dürrwächter concernent l'influence des conditions d'éclairement au cours de l'élevage sur la photocinèse et l'orientation phototropique. Les Drosophiles sauvages sont séparées en trois lignées, dont l'une est élevée dans des conditions d'éclairement « normales » c'est-à-dire conformes aux variations journalières de l'illumination; une seconde lignée est élevée à l'obscurité permanente et une troisième en éclairement ininterrompu. Au bout de cinq à six générations, des différences constantes apparaissent entre les trois lignées: la photocinèse positive et le taux des orientations photopositives augmentent avec le temps passé à l'obscurité au cours de l'élevage. Le taux des orientations ménotactiques varie en sens inverse. Ces faits sont confirmés par des expériences d'interférence entre le phototropisme positif et le géotropisme ascensionnel: les Insectes élevés à l'obscurité s'orientent en tenant compte surtout du stimulus lumineux; les Insectes élevés à la lumière sont surtout sensibles au stimulus gravifique. La souche de contrôle présente un comportement intermédiaire. Les différences entre les deux groupes extrêmes s'accentuent au cours des générations ultérieures. Des échantillons de ces deux lignées, replacés dans des conditions normales d'éclairement, ne retrouvent que lentement un phototropisme identique à celui des animaux-témoins: il y faut trois à quatre générations. L'auteur procède actuellement à des expériences de croisements, en vue d'identifier le mécanisme génétique mis en jeu dans ce curieux phénomène.

Hirsch et Boudreau (1958) démontrent, au moyen d'une sélection artificielle, le caractère héréditaire du comportement phototropique. Les auteurs ont mis au point une ingénieuse méthode d'évaluation rapide des différences individuelles au sein d'une population. Cette méthode a pour principe le *criblage* (« screening ») successif, à l'intérieur d'un échantillon nombreux, d'animaux présentant divers degrés d'attraction phototropique.

Le dispositif expérimental est un tube en Y, inspiré de l'appareil à choix de Brown et Hall. L'un des bras de l'Y est obscur; l'autre est éclairé par une lumière blanche. Dans un tel appareillage, les réactions des animaux sont dichotomisées à chaque essai. L'épreuve de choix est répétée dix fois de suite sur un même échantillon; après chaque essai, on divise en deux lots les animaux qui ont choisi le côté éclairé et ceux qui sont allés vers le côté obscur; on les remet *séparément* en expérience à l'essai suivant, et ainsi de suite. Les animaux sont finalement triés en onze classes, selon qu'ils ont choisi zéro, une, deux... dix fois le côté éclairé du tube en Y. Ce procédé permet de mettre en évidence des différences

individuelles dans « l'intensité » du phototropisme, à partir de mesures portant sur des *groupes* nombreux.

Les auteurs ont d'abord recherché une intensité lumineuse telle que la population fondatrice se répartisse par moitiés dans les deux bras de l'Y. Par la suite, ils ont soumis cette population à une double pression de sélection, en croisant entre eux des individus appartenant à chacune des classes extrêmes, c'est-à-dire ceux qui présentent le phototropisme positif le plus marqué d'une part, et le plus faible d'autre part. La sélection a été poursuivie pendant 29 générations. A ce stade, les auteurs étaient en possession de deux lignées réagissant positivement à la lumière, l'une dans 8 essais sur 10, en moyenne, l'autre dans 1 à 2 essais sur 10 seulement. Dans les deux souches, la sélection diminue beaucoup la variabilité inter-individuelle des réponses. Selon les auteurs, compte tenu de la fluctuation inhérente aux conditions de l'expérience, la contribution génétique peut être estimée au minimum aux 57 centièmes de la variance totale. Cela veut dire que les variations inter-individuelles observées dans l'étude d'un comportement inné tel que le phototropisme s'expliquent en grande partie par le jeu de facteurs héréditaires.

*
* *

Au terme de cette longue revue analytique, il faut souligner un fait essentiel : le phototropisme de la Drosophile, qui a déjà fait l'objet d'une vingtaine de mémoires, dont certains fort intéressants ou fort volumineux, demeure encore, pour le zoopsychologue, une *terra incognita*. Depuis plus de cinquante ans, l'attraction phototropique a été abondamment utilisée chez *D. melanogaster* pour essayer de résoudre des problèmes aussi divers que l'existence de la vision chromatique et la nature des mécanismes génétiques de l'hérédité du comportement. Or, paradoxe flagrant, nous en sommes encore à nous demander (entre autres) si le phototropisme négatif existe réellement dans cette espèce !

Sur le plan du comportement, tout ce que nous apprennent les recherches que nous avons analysées se résume en trois propositions :

1° La lumière exerce sur les Drosophiles une double action, cinétique et directionnelle (Carpenter, Bozler).

2° Dans le phototropisme positif, l'aspect essentiel est la locomotion vers la source lumineuse, et non l'orientation axiale précise dans les lignes de forces du champ énergétique (Carpenter).

3° Dans certains cas, on peut observer des phénomènes d'orientation transverse par rapport à la direction des rayons lumineux (Dürrwächter).

Pour faire le point des connaissances acquises concernant le déterminisme physique, physiologique et génétique du phototropisme chez la Drosophile (à défaut de son déterminisme psychologique), il faut sérier les facteurs qui influencent ce comportement et distinguer :

des facteurs externes, de nature physique ;

des facteurs internes, anatomo-physiologiques et génétiques.

1° Facteurs externes.

Les études des auteurs se sont limitées à l'influence de l'intensité et de la composition spectrale du stimulus lumineux.

En lumière blanche (Carpenter, Cole) et en lumières monochromatiques (Fingerman), le degré de l'attraction phototropique augmente en raison

directe de l'énergie lumineuse, selon une loi mal définie (loi de Weber-Fechner ?).

Les variations de la réactivité spectrale à des lumières monochromatiques d'égale énergie présenteraient deux maxima : l'un en lumière de Wood (365 mμ, Bertholf), l'autre vers 475-487 mμ (Bertholf, Gross).

Faut-il souligner que le mode d'action de ces facteurs externes est encore très mal connu ? Cela est vrai en particulier pour les différents niveaux d'absorption de la lumière et plus encore pour le mécanisme de l'excitation photique.

2° Facteurs internes.

a) *Facteurs influençant directement la sensibilité photique.*

Certains de ces facteurs sont *structuraux*, d'autres *fonctionnels*.

Parmi les premiers, il faut ranger le nombre des facettes de l'œil composé (Mc Ewen, Brown et Hall) peut-être aussi sa pigmentation (Fardon et coll., Fingerman). Les animaux paraissent d'autant moins sensibles à la lumière qu'ils ont des yeux composés plus régressés ou plus fortement pigmentés (sans que le rôle des différents pigments péri-ommatidiens puisse être précisé).

Le vernissage des ocelles frontaux ne désorganise pas l'orientation phototropique mais diminuerait la photocinèse (Bozler).

Enfin, on ne trouve dans la littérature aucune indication concernant l'existence possible d'une sensibilité de type « dermatoptique » chez la Drosophile.

Parmi les facteurs *fonctionnels* qui influent sur la sensibilité photique des animaux d'expérience, le principal est l'état d'adaptation des photorécepteurs (Hamilton, Fingerman). Des conditions particulières d'élevage (à la lumière ou à l'obscurité permanente) pourraient modifier la sensibilité lumineuse globale de façon extrêmement durable (Payne, Dürrwächter).

Sur le point particulier de la sensibilité aux lumières ultra-violettes, les faits suivants paraissent acquis : a) La Drosophile perçoit l'ultra-violet jusqu'à la longueur d'onde de 235 mμ (Bertholf). b) Il n'y a pas d'impossibilité d'ordre optique à ce que cette perception s'effectue par l'intermédiaire des yeux composés. Dans cette hypothèse, les radiations ultra-violettes seraient vues comme telles, et non grâce à des phénomènes de fluorescence (Lutz et Grisewood). Mais la vision de l'ultra-violet n'est pas suffisamment démontrée.

b) *Facteurs conditionnant la réactivité à la lumière.*

La réactivité à un stimulus photique déterminé ne dépend pas seulement de la sensibilité de l'animal, mais aussi de facteurs qui modifient ce qu'on pourrait appeler la « force » de la tendance phototropique. C'est ainsi que les Drosophiles déploient les réactions phototropiques les plus nettes vers l'âge de 3 à 5 jours (Mc Ewen, Fardon et coll., Dürrwächter). D'autre part, les femelles sont plus intensément photopositives que les mâles (Mc Ewen, Fardon et coll.) et les animaux des deux sexes sont plus attirés par la lumière quand ils sont en état d'inanition que lorsqu'ils sont bien nourris (Mc Ewen, Dürrwächter). En outre, on observe un rythme nycthéméral de la réactivité photique, présentant deux maxima journaliers, l'un à 12 heures, l'autre à 24 heures (Dürrwächter).

Enfin, l'excitation générale des centres nerveux a une importance capitale, puisque les réactions phototropiques les plus spectaculaires s'obtiennent

en soumettant les Insectes à l'action d'ébranlements ou de vibrations mécaniques (Carpenter, Mc Ewen, Scott, etc...).

c) *Facteurs génétiques.*

Ce groupe de facteurs ne peut être mis en rapport, de façon certaine, ni avec la sensibilité photique, ni avec la force de la tendance phototropique, car on n'en connaît pas le mode d'action, ni le point d'application. Même dans le cas de mutations en rapport évident avec la photoréception, il est toujours possible que le gène responsable exerce une influence plus complexe que ne le laisserait supposer sa manifestation phénotypique majeure. Par exemple, Scott signale que le gène *white* paraît lié à une vitesse de locomotion moindre que son allèle sauvage (phénomène de pléiotropie).

Par suite, les recherches que nous avons relatées plus haut ne peuvent que suggérer différents types *possibles* d'influences héréditaires s'exerçant sur le comportement phototropique :

1° Les différences individuelles héréditaires, mises en évidence par Hirsch et Boudreau au sein d'une souche sauvage endogame, sont l'expression d'un phénomène d'hérédité quantitative, probablement gouverné par un *système polygénique*.

2° Des différences héréditaires ont été démontrées aussi dans le phototropisme des mutants (Scott, Barigozzi et Tonissi, Dürrwächter). Le problème central posé par ces variations est celui de savoir si elles sont déterminées par un gène majeur, ou par l'ambiance génétique, ou encore par une collaboration de ces deux ordres de facteurs.

Il est peu probable que ce problème admette une solution univoque, applicable à tous les cas expérimentaux : témoin, les expériences de Scott, dans lesquelles l'effet apparent du gène *brown* se ramène entièrement, après isogénisation, à une action de l'ambiance génétique ; tandis que les effets du gène *white* paraissent résister à l'isogénisation.

MÉTHODES ET TECHNIQUES

I. — MATERIEL BIOLOGIQUE.

Nos recherches ont porté exclusivement sur les imagos de différentes souches sauvages et mutantes de l'espèce *Drosophila melanogaster* Meigen. Toutes ces souches proviennent, directement ou indirectement, des élevages du Groupe des Laboratoires de Génétique du C.N.R.S., à Gif-sur-Yvette (Seine-et-Oise).

1° Entrètien des souches.

La technique utilisée est celle des repiquages massifs, décrite par L'Héritier (1937). Les animaux sont élevés dans des bouteilles tronc-coniques de 250 cm^3, sur un milieu à la farine de maïs glucosée, qui possède une grande valeur nutritive. Ces bouteilles sont laissées à la température de la pièce, entre 18 et 22 °C.

Les repiquages ont lieu toutes les trois semaines environ.

2° Elevage des animaux d'expérience.

Les Insectes destinés aux expériences sont élevés dans des conditions de température et d'alimentation rigoureusement contrôlées. Nous avons adopté le milieu nutritif synthétique à la gélose S.101 de Pearl, Allen et Penniman (1926), additionné d'un produit anti-moisissures (para-hydroxybenzoate de Sodium, 10 cm^3 de la solution aqueuse à 10 pour 100 par litre de milieu). Six progéniteurs mâles et six femelles sont mis dans un tube de verre cylindrique à fond plat, de 150 mm de haut et 26 mm de diamètre intérieur, contenant environ 20 cm^3 de milieu à la gélose ensemencé d'un peu de Levure de Bière fraîche. Au bout de 72 heures, les parents sont évacués du tube, auquel on ajoute de la Levure de Bière en grande quantité. Il importe, en effet, de nourrir abondamment les larves au cours de leur développement, pour éviter les effets de la concurrence larvaire Cet apport de nourriture est renouvelé aussi souvent qu'il est nécessaire pendant la croissance des larves (en moyenne, toutes les 48 heures). La température d'élevage (à l'étuve) est de 24,5 $\pm$ 0,5 °C. Dans ces conditions, l'éclosion des Insectes parfaits débute 9 à 10 jours après l'introduction des parents dans le tube.

Les animaux destinés aux expériences sont recueillis toutes les 24 heures dans de nouveaux tubes de milieu à la gélose, largement garnis de Levure de

Bière et ils sont maintenus à l'étuve à 24,5 ± 0,5 °C. Seuls sont retenus les Insectes éclos les 11e, 12e et 13e jours (au cours desquels le nombre des éclosions est d'ailleurs le plus élevé). Les effets possibles de la concurrence larvaire sur la variabilité des mesures sont ainsi réduits au minimum.

Deux heures au moins avant le début des expériences, ces animaux sont légèrement narcosés à l'éther, triés par sexe et placés (individuellement ou par groupes, selon les cas) dans de petits tubes contenant un fond de milieu nutritif à la gélose. Ils sont toujours maintenus à la température d'élevage et à l'obscurité jusqu'à l'heure de la mise en expérience.

La souche sauvage adoptée comme référence est une lignée endogame issue de la souche sauvage « Champetières », qui avait été soumise à plus de 200 croisements consanguins (frère × sœur). A partir du début des expériences, cette souche a été élevée à l'état d'exogamie, pour éviter toute transformation de la réactivité au cours des générations successives, sous l'effet d'une sélection arbitraire des progéniteurs.

3° Homogénéisation génotypique des souches mutantes.

Pour comparer valablement le comportement de certains mutants avec celui de la souche sauvage de référence, nous avons eu recours à la méthode de l'*isogénisation*, qui consiste à faire passer le gène mutant dans le génome de la souche sauvage.

Ce procédé, exposé en détail par Bartlett et Haldane (1935), est très simple : il a pour principe la répétition, au cours de générations successives, du *crossing-over* chez des femelles hétérozygotes pour le gène mutant. Exemple : pour réaliser l'isogénisation du mutant *Bar* (mutation semi-dominante liée au sexe), nous avons croisé d'abord un mâle sauvage avec une femelle *Bar* homozygote. Les femelles hétérozygotes de la première génération filiale furent à leur tour croisées avec des mâles de la souche sauvage originale ; de même pour leurs filles hétérozygotes, et ainsi de suite.

Dans le cas de gènes récessifs, le traitement est un peu plus complexe ou un peu plus long, selon qu'il s'agit de mutations liées au sexe ou de mutations autosomiques, mais le principe demeure fondamentalement le même : croissement répétitif de femelles hétérozygotes avec des mâles de la souche sauvage de référence. Bien entendu, l'homogénéité génotypique des mutants et des *wild* est d'autant plus grande que le nombre de générations donnant lieu à des *crossing-over* est plus élevé. Bartlett et Haldane donnent les formules qui permettent de calculer dans tous les cas possibles, en fonction du nombre de *crossing-over*, la longueur la plus probable du fragment chromosomique introduit avec le gène mutant dans le génome sauvage.

II. — CONDITIONS GENERALES DES EXPERIENCES.

Spécifions brièvement la valeur de certaines variables extrinsèques du phototropisme, que nous nous sommes borné à contrôler autant que possible, sans tenter aucune étude systématique de leur influence.

Toutes les expériences ont été effectuées dans une chambre noire maintenue constamment à la température d'élevage des animaux (24,5 ± 0,5 °C). L'hygrométrie, enregistrée de façon continue, est toujours restée dans les limites de 40 à 60 pour 100 d'humidité relative.

Les sujets d'expérience étaient des imagos âgés de 7 ± 1 jours; à cet âge, le développement de la pigmentation du corps et des yeux composés est pratiquement achevé. Les conditions de nutrition et de préparation des animaux pour les expériences ont été précisées plus haut (cf. « Matériel biologique »).

En ce qui concerne l'état d'adaptation des photorécepteurs, nous avons opéré dans tous les cas sur des Insectes mis à l'obscurité complète pendant 30 minutes au moins avant le début de l'expérience. Ce temps est suffisant pour assurer une adaptation pratiquement complète à l'obscurité, donc un maximum de sensibilité des photorécepteurs.

Pour atténuer autant que possible les effets des variations nycthémérales de la réactivité phototropique (Dürrwächter, 1957), toutes les expériences ont été faites au même moment de la journée: l'après-midi, entre 13 h. 30 et 18 h. 30.

Sauf mention particulière, nous avons opéré sur des mâles. Car, chez les femelles, la croissance des ovaires paraît être une source de variabilité supplémentaire dans les mesures (Mc Ewen, 1918). En aucun cas, nous n'avons expérimenté simultanément sur des mâles et sur des femelles.

III. — PRINCIPAUX APPAREILLAGES UTILISES.

Nous avons employé principalement les trois dispositifs expérimentaux suivants :

1° L'appareillage en tube de Viaud (modifié) (Fig. 3).

La description détaillée de ce dispositif a été publiée par Viaud, en 1950, dans un mémoire sur le phototropisme des Planaires.

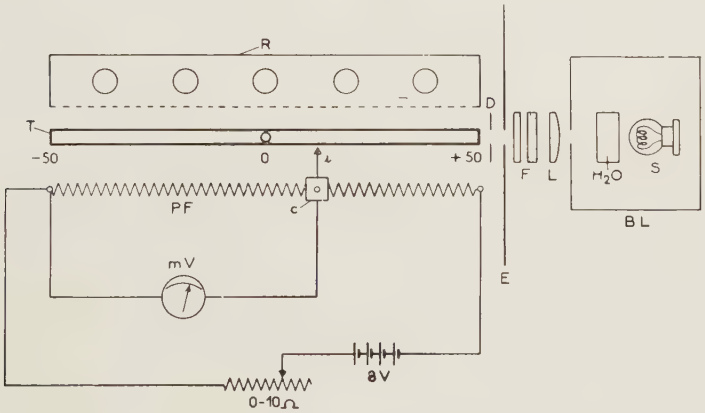

FIGURE 3. — Schéma de l'appareillage de Viaud modifié, avec le dispositif d'enregistrement électrique continu des déplacements individuels. - *Explications dans le texte.*

L'élément essentiel en est un tube de verre cylindrique *T*, ayant 100 cm de long et 3 cm de diamètre intérieur, fermé aux deux extrémités par des couvercles en rhodoïd transparent. Il est pourvu d'une tubulure latérale de 10 cm de long et 3 cm de diamètre, qui s'ouvre à égale distance des deux bouts et sert à l'introduction des animaux. Ce tube est disposé horizontalement sur un banc d'optique ; il peut être éclairé axialement par un faisceau de lumière parallèle dont l'intensité et la composition spectrale sont réglables. Au-dessus du tube est fixée une échelle centimétrique destinée au repérage de la position des Insectes. Le zéro de cette échelle coïncide avec l'axe de la tubulure latérale et les graduations s'échelonnent entre + 50 cm (point d'entrée des rayons lumineux) et — 50 cm. Parallèlement au tube, le long du banc d'optique, est disposée une rampe de lampes rouges *R*, dont la lumière diffuse peut servir à photographier en silhouette les Drosophiles en expérience.

La source lumineuse *S* est enfermée dans une boîte à lumière *BL* située dans l'axe du banc d'optique. Selon les séries expérimentales, nous avons utilisé les sources suivantes :

1° Lampe de microscopie à filament concentré, donnant un éclairement maximum de 600 lux dans le faisceau cylindrique.

2° Arc du type « Pointolite » (éclairement maximum : 2.000 lux).

3° Lampe de projection de 750 Watts (éclairement maximum de l'ordre de 30.000 lux).

4° Lampe à vapeur de mercure à très haute pression, pour les expériences dans l'ultra-violet.

Entre la source lumineuse et le tube sont interposés, sur le banc d'optique, les éléments suivants :

— une cuve à eau à faces parallèles de 400 cm^3 (épaisseur de la couche d'eau : 4 cm) ;

— une lentille collimatrice *L*, corrigée pour le chromatisme ;

— un porte-filtres *F* ;

— un écran vertical en isorel *E*, pour l'élimination des lumières parasites ;

— un diaphragme à iris *D*, accolé à l'extrémité du tube.

Ce montage optique permet d'obtenir un faisceau de rayons lumineux sensiblement parallèles, donc sans gradient notable d'intensité sur toute la longueur du tube, et débarrassé de la plus grande partie de son rayonnement calorifique.

Pour graduer l'intensité lumineuse, nous avons utilisé des écrans-filtres neutres de notre fabrication (plaques photographiques exposées plus ou moins longtemps à la lumière). Pour obtenir des lumières monochromatiques du visible, nous avons employé une série de filtres interférentiels de la firme Balzers. Les caractéristiques de ces filtres sont indiquées dans le Tableau I.

La lumière ultra-violette a été obtenue en couplant un filtre de Wood avec un filtre liquide au chlorure de cuivre (solution aqueuse à 2,5 pour 100). Cette combinaison absorbe toute la lumière émise par la lampe à vapeur de mercure, sauf une raie très intense à 365-366 mμ. Pour l'ultra-violet, nous avons utilisé une lentille collimatrice en quartz et une cuve en plexiglas (transparent jusqu'à 300 mμ environ).

Les énergies des radiations sensiblement monochromatiques ainsi obtenues ont été mesurées à l'aide d'une pile thermo-électrique placée dans le faisceau lumineux, et égalisées grâce à l'adjonction des filtres neutres appropriés.

Etant donné la forme extrêmement allongée du tube de Viaud, on peut pratiquement considérer que les déplacements des animaux dans le faisceau lumineux s'accomplissent avec un seul degré de liberté (vers la lumière ou à

l'opposé de celle-ci). L'enregistrement de ces déplacements peut s'effectuer de deux façons différentes, selon que l'on étudie le comportement d'un seul Insecte ou celui d'un groupe.

Tableau I

Position du maximum de transmission (mμ)	Largeur de la bande passante à 50 p. 100 du maximum (mμ)
421	10
467	10
489	11
519	12
548	12
575	12
591	14
622	13
635	13
665	14
690	16

a) *Enregistrement électrique continu des trajets individuels :*

Parallèlement au tube éclairé (Fig. 3), on dispose un *pont à fil PF* de même longueur (100 cm), dont la résistance totale est de 38 ohms. Un index en métal noirci *i* est solidaire du curseur *c* de ce pont, et sa pointe vient affleurer la paroi du tube de verre. Cet index permet de suivre sans difficulté tous les déplacements d'une Drosophile en expérience, à condition que la lumière réfléchie par le corps de l'Insecte ne soit pas trop faible et que les yeux de l'observateur soient adaptés à son intensité. La résistance du pont à fil est montée dans le circuit d'un générateur de courant continu dont la f.é.m. est de 8 Volts, en série avec une résistance variable de tarage. Entre l'une des extrémités du pont et le curseur est branché un *millivoltmètre-enregistreur mV*. Comme la résistance du pont est pratiquement négligeable devant la résistance intérieure du voltmètre, les déviations de l'équipage mobile de cet appareil sont sensiblement proportionnelles à celles du curseur et aux déplacements correspondants de l'animal dans le faisceau lumineux. Ainsi, le voltmètre-enregistreur indique une tension nulle quand l'Insecte est à l'une des extrémités du tube ; la déviation est maximum pour l'autre position extrême ; quand le curseur est en face du milieu du tube, la plume du voltmètre dévie de la moitié de sa course, etc... Les variations sont inscrites sur une bande de papier qui se déroule à vitesse constante (Fig. 4 A).

b) *Enregistrement photographique discontinu des déplacements d'un groupe d'animaux :*

Nous avons repris la méthode de Viaud. Les Insectes (au nombre d'une cinquantaine) sont photographiés dans le tube à des temps déterminés après

leur mise en expérience. Comme nous l'avons signalé plus haut, la lumière rouge de prises de vues est diffusée par un écran translucide, situé derrière le tube par rapport à l'appareil photographique. Grâce à ce procédé il n'y a pas d'ombres dans le tube, et les animaux sont photographiés en silhouette sur fond rouge. Un dispositif spécial permet, par une seule pression de la main, d'allumer la lumière rouge, de déclencher l'obturateur de l'appareil photographique et d'éteindre à nouveau, en moins d'une demi-seconde. Bien que les Drosophiles soient sensibles au rouge, un éclair aussi bref ne perturbe pas le comportement phototropique, même si la lumière expérimentale est très faible (cf. Chapitre III, Expérience de contrôle).

Nous avons utilisé un appareil de prises de vues pour le petit format (24 × 36 mm) et les clichés ont été déchiffrés au lecteur de microfilms. La Figure 4 B reproduit en positif un cliché-type.

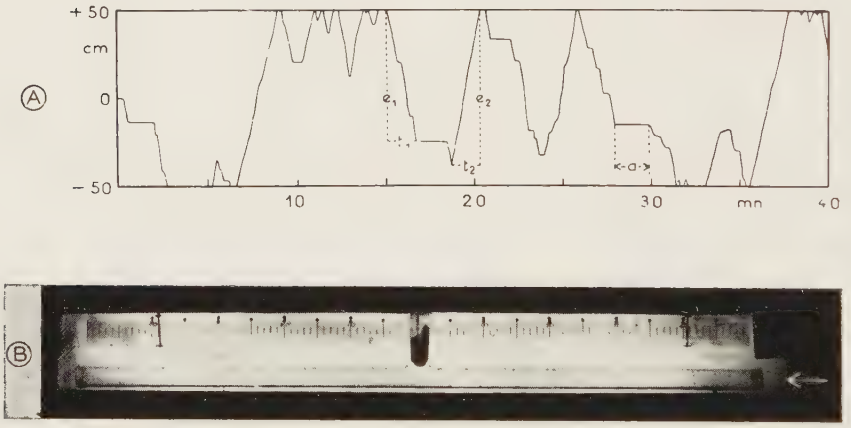

FIGURE 4. — *A:* reproduction d'un enregistrement électrique continu des trajets d'une Drosophile isolée dans l'appareillage en tube de Viaud. *Abcisses:* échelle des temps. *Ordonnées:* échelles des distances; l'origine de cette échelle est équidistante des deux extrémités du champ lumineux; + 50 cm correspond au point d'entrée de la lumière dans le tube; — 50 cm correspond à l'extrémité opposée. — Les rapports e_1/t_1, e_2/t_2, etc... sont les vitesses des parcours orientés vers la source lumineuse ou en sens inverse. *a* est la durée d'un arrêt. - *B:* reproduction, en positif, d'un cliché montrant la répartition d'un lot de 50 Drosophiles dans le tube de Viaud. La flèche indique le sens des rayons lumineux.

2° L'appareil pour la mesure de la précision de l'orientation axiale phototropique.

L'appareillage que nous venons de décrire permet d'étudier l'un des aspects du phototropisme, la locomotion vers la lumière ou en sens inverse.

Pour l'étude de la précision de l'orientation axiale sur un plan horizontal, nous avons mis au point un dispositif très simple, permettant de suivre et d'enregistrer toutes les sinuosités des parcours sans toutefois perturber les animaux en expérience. Cet appareil est schématisé dans la Figure 5. Il est principalement constitué d'une enceinte en verre *G*, présentant la forme d'un parallélépipède-rectangle très aplati (70 x 12 x 0,3 cm). Cette enceinte, montée dans un bâti de bois *B*, est traversée, dans le sens de sa longeur, par un faisceau de lumière parallèle *L*, exactement diaphragmé aux dimensions de sa section (12 x 0,3 cm). Sous le bâti, une petite chambre de départ permet d'introduire les Drosophiles dans le champ lumineux en évitant toute stimulation par des ébranlements mécaniques. Pour enregistrer les parcours effectués dans ces conditions, on utilise un pantographe *P* fixé au bâti, dont la pointe métallique *p* se déplace à frottement très doux sur la glace supérieure de l'enceinte de verre, et dont le crayon *c* inscrit sur une bande de papier les trajets de l'animal en expérience.

Dans un tel dispositif, les Drosophiles ne volent jamais, à cause du faible écart séparant les deux glaces. Elles marchent tantôt sur la glace inférieure, tantôt, la tête en bas, sur la glace supérieure. Il n'y a pas de différences notables dans le comportement des animaux dans ces deux conditions. Toutefois, nous n'avons jamais tenu compte des trajets effectués sur la glace du haut, pour écarter tout risque de sensibilisation mécanique du phototropisme positif par les mouvements de la pointe du pantographe.

Dans ce montage, nous avons fait varier l'intensité et la composition spectrale de la lumière expérimentale à l'aide des écrans-filtres déjà mentionnés.

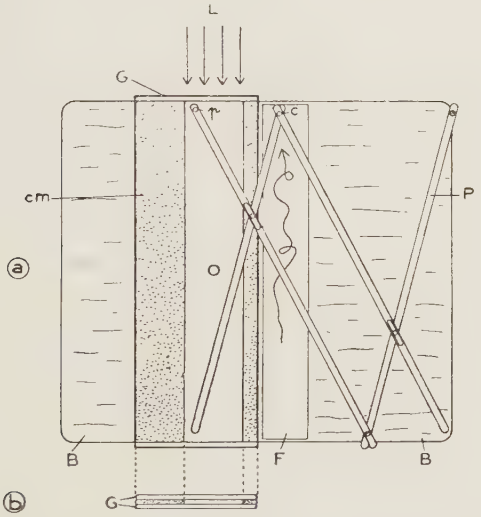

FIGURE 5. — Schéma de l'appareil pour l'étude de l'orientation axiale. *a:* vue d'en haut. *b:* coupe transversale de l'enceinte éclairée où marchent les Drosophiles. *Explications dans le texte.*

3° L'appareil à choix lumineux à deux plages. (Fig. 6)

Ce dispositif est conçu pour l'étude d'un phénomène connexe du photo tropisme, la capacité photopathique en lumière blanche forte.

C'est une boîte parallélépipédique mesurant 45 cm de long, 5 cm de large et 1 cm de haut. Les parois verticales sont en bois peint en noir mat. Le fond

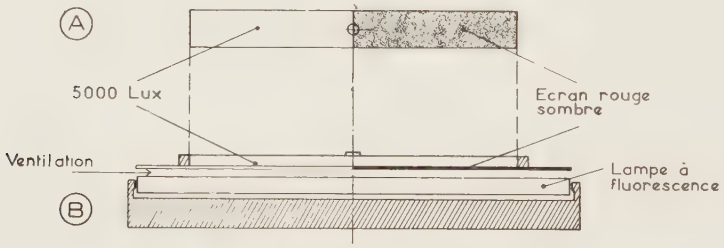

FIGURE 6. — Schéma de l'appareil à choix lumineux à deux plages. *A:* vue d'en haut. *B:* coupe longitudinale. *Explications dans le texte.*

est une plaque de verre dépoli, montée horizontalement dans un bâti de bois, à 2 cm au-dessus d'une lampe en tube à décharge, du type « lumière du jour ». Sur la moitié de sa longueur, le fond de l'appareil diffuse la lumière venant du bas (l'éclairement est de 5.000 lux au niveau du fond) ; l'autre moitié est teintée en rouge sombre et joue le rôle d'un écran protecteur. Le couvercle de l'appareil est en plexiglas transparent ; une ouverture ronde, pratiquée dans ce couvercle, permet d'introduire un lot de Drosophiles dans la boîte, à la limite de la plage éclairée et de la plage obscure. En ventilant convenablement la lampe, on obtient à l'intérieur de la boîte à choix une température parfaitement homogène et constante : 24,5 ± 0,5 °C. dans nos expériences.

PREMIERE PARTIE:

ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE

CHAPITRE PREMIER

OBSERVATIONS PRELIMINAIRES

S'il ne se rencontre pas toujours avec une évidence frappante dans les biotopes « naturels », d'ailleurs très divers, de *Drosophila melanogaster*, le phototropisme positif est un fait d'observation courante dans tous les laboratoires de génétique de la Drosophile. Les animaux échappés aux flacons d'élevage se retrouvent, pour la plupart, sur les vitres des fenêtres. Il suffit d'ailleurs de déboucher un tube plein de Drosophiles au fond d'une pièce quasi-obscure pour voir la majorité des animaux se rassembler dans les régions les plus éclairées. Par contre, le phototropisme négatif est moins évident, et nous avons vu que son existence-même était mise en doute par certains auteurs.

En vue de trancher cette question préalable, nous avons observé les Drosophiles dans des conditions expérimentales très simples:

1° Sur un plan horizontal, entre deux plaques de verre écartées de quelques millimètres, les Insectes peuvent marcher dans un champ de lumière dirigée, sans gradient d'intensité notable (faisceau de rayons parallèles). Lors de leur introduction dans ce dispositif, la plupart des Drosophiles se dirigent vers la lumière, en décrivant des trajets plus ou moins sinueux (phototropisme positif). D'autres paraissent indifférentes à l'action de la lumière, soit qu'elles se déplacent perpendiculairement aux rayons lumineux, soit qu'elles restent immobiles, dans une orientation quelconque. *Mais une proportion non-négligeable des animaux d'expérience s'éloignent franchement de la source lumineuse et présentent un phototropisme négatif parfaitement évident.*

2° Ces phénomènes sont encore plus nets dans un dispositif expérimental tel que le tube de Viaud, où les déplacements des animaux sont canalisés dans une direction générale unique, celle du faisceau lumineux. Comme le montre la Figure 4 A, les trajets d'une Drosophile dans le tube de Viaud sont dirigés tantôt vers la lumière, tantôt en sens opposé. Ces allées et venues ne sont pas de simples effets de paroi, dûs à la longueur limitée du tube: car

les inversions périodiques du sens de la locomotion surviennent en des points quelconques de l'appareil, et pas seulement aux extrémités. Réciproquement, des Insectes parvenus à l'un des bouts du tube peuvent y séjourner pendant plusieurs minutes avant de faire demi-tour.

La nature phototropique des allées et venues des Drosophiles est également confirmée par des faits sur lesquels nous reviendrons plus longuement

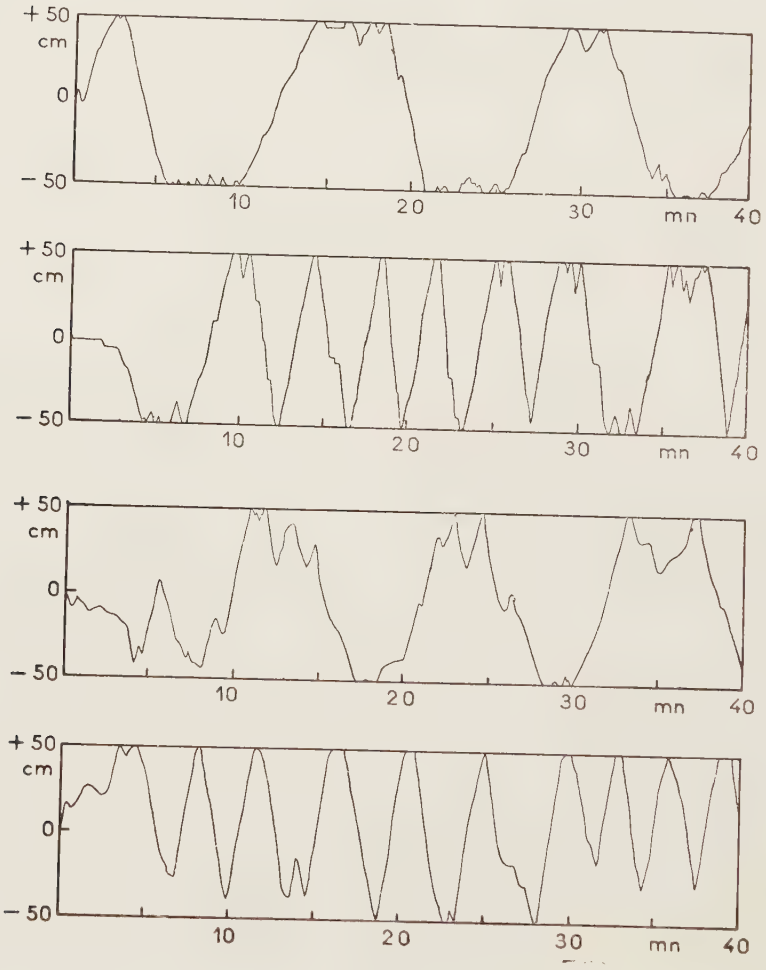

FIGURE 7. – Enregistrements de trajets individuels de Drosophiles dans différentes conditions d'éclairement. De haut en bas : lumière blanche de 9 lux – lumière blanche de 1 480 lux — lumière rouge (635 mμ) de 800 ergs/s/cm² — lumière bleue (490 mμ) de même intensité. *Abcisses :* temps d'exposition à la lumière. *Ordonnées :* distances dans le tube. cf. Fig. 4 *A*.

par la suite : ainsi, en lumière blanche, la fréquence de ces allées et venues est liée à l'éclairement. Des expériences en lumières colorées montrent aussi que les trajets individuels se différencient nettement selon la longueur d'onde, à égalité d'énergie lumineuse : par exemple, l'amplitude moyenne des trajets est beaucoup plus considérable en lumière bleue de 490 mμ qu'en lumière rouge de 635 mμ de longueur d'onde ; au contraire, la fréquence des changements de direction est plus élevée en lumière rouge. Bref, *les déplacements des animaux d'expérience dépendent étroitement de l'intensité et de la qualité du stimulus lumineux*. (Fig. 7).

Pour démontrer le caractère tropistique des trajets des Drosophiles dans le tube de Viaud, nous avons institué l'expérience suivante : deux sources de lumière blanche, donnant un éclairement homogène de 30 lux à l'intérieur du tube, sont placées en opposition, aux deux extrémités de celui-ci. Un commutateur électrique permet d'allumer alternativement l'une ou l'autre de ces lampes. Un Insecte est introduit dans le tube éclairé. Il se dirige alors, par exemple, à l'opposé de la lampe allumée. Si l'on inverse le sens des rayons lumineux, l'animal se retourne et renverse aussitôt le sens de sa locomotion ; une nouvelle commutation entraîne un nouveau pivotement, etc... : la Drosophile suit fidèlement, à plusieurs reprises, les changements de sens des rayons lumineux. Mais soudain on observe une *inversion spontanée* du sens de la locomotion : le sujet en expérience va vers la source lumineuse quel qu'en soit l'emplacement, obéissant docilement à plusieurs commutations consécutives. Une nouvelle inversion spontanée du sens des trajets par rapport à la lumière peut se manifester un peu plus tard, et ainsi de suite.

De ces observations, maintes fois répétées avec des résultats identiques, se dégage la conclusion suivante : à de certains moments les Drosophiles vont vers la lumière, à d'autres moments elles s'en détournent, et le sens de leur locomotion par rapport à la lampe allumée ne dépend pas de la position de celle-ci. En première approche, on peut donc légitimement considérer les trajets orientés vers la lumière comme des *phases de phototropisme positif* et les trajets orientés en sens inverse comme des *phases de phototropisme négatif*. Le phototropisme de la Drosophile est donc un comportement *typiquement polyphasique*, présentant des alternances de phases parfois très régulières. A cet égard, il ressemble beaucoup, du moins à première vue, au phototropisme alternant de *Daphnia pulex* étudié par Viaud (1938), et nous pouvons espérer retrouver, dans le comportement à la lumière des Drosophiles, certains des facteurs dégagés par Viaud à propos des Daphnies.

Le caractère polyphasique du phototropisme de *Drosophila melanogaster* n'avait jamais été clairement mis en évidence. A notre avis, cela tient à deux raisons principales :

Premièrement, comme nous l'avons déjà signalé, beaucoup d'auteurs ont appliqué (volontairement ou non) des ébranlements mécaniques aux récipients contenant les animaux en expérience, ce que nous avons évité de faire dans toute la mesure du possible. Car les excitations du sens vibratoire renforcent considérablement le phototropisme positif des Drosophiles, au détriment des réactions photonégatives. Celles-ci deviennent exceptionnelles et l'aspect polyphasique du comportement global peut être entièrement masqué.

En second lieu, le caractère alternant du phototropisme des Drosophiles n'apparaît qu'à la faveur d'observations *prolongées* portant sur des individus *isolés*. Or la plupart des chercheurs, préoccupés avant tout de réduire la variabilité de leurs résultats par l'accumulation d'un grand nombre de données, ont souvent manqué de patience : les uns ont expérimenté exclusi-

vement sur des animaux en groupes ; les autres ont limité leur observation du comportement individuel à des durées très brèves (quelques dizaines de secondes). Le plus souvent, les deux erreurs ont été simultanément commises et, dans tous les cas, l'aspect polyphasique du phototropisme est resté inaperçu.

Notre plan de recherches, en vue de l'analyse du comportement phototropique, nous a été en partie dicté par le souci d'éviter de telles erreurs. Il fallait tout d'abord procéder à une analyse détaillée et approfondie du phototropisme alternant, s'appuyant sur l'observation prolongée d'un nombre nécessairement limité d'individus isolés. Il fallait ensuite confirmer statistiquement et étendre à des conditions d'excitation plus variées les conclusions de cette première étude, en opérant sur un nombre beaucoup plus important d'animaux groupés. En adoptant cette démarche, nous n'avons pas perdu de vue une difficulté qu'elle impliquait : comme l'ont notamment montré les travaux de Grassé et de son école depuis 1923, le comportement des Insectes isolés n'est pas toujours immédiatement comparable avec celui des groupes. Nous verrons cependant que, dans le cas particulier du phototropisme de la Drosophile, cette objection reste au plan des principes, car les conclusions qui se dégagent de l'étude des animaux groupés confirment dans une très large mesure celles des observations individuelles.

CHAPITRE II.

DONNÉES QUANTITATIVES SUR LE PHOTOTROPISME POLYPHASIQUE DES INDIVIDUS ISOLÉS

Nous présenterons, dans ce chapitre, les principaux résultats que nous avons obtenus par la méthode des enregistrements individuels dans l'appareillage en tube de Viaud, en faisant varier systématiquement l'intensité et la composition spectrale de la lumière expérimentale.

PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Le tube de Viaud est traversé par un faisceau lumineux cylindrique, constituant un champ de lumière dirigée, sans gradient d'intensité notable.

En introduisant le sujet d'expérience dans le tube, nous avons toujours limité au minimum les excitations vibratoires susceptibles d'activer temporairement le phototropisme positif. La tubulure latérale de l'appareil de Viaud était orientée vers le bas et le tube individuel, contenant l'animal avant sa mise en expérience, était engagé dans cette tubulure. Les faibles excitations mécaniques accompagnant inévitablement cette opération étaient juste suffisantes pour inciter la Drosophile à grimper jusque dans le champ lumineux (activation du géotropisme ascensionnel). La tubulure latérale était alors convenablement bouchée et l'Insecte se trouvait emprisonné dans un long couloir cylindrique éclairé, dépourvu de toute ombre susceptible de lui fournir un « abri » lors des phases de phototropisme négatif. Etant donné les dimensions de ce couloir, les trajets effectués en vol étaient absolument exceptionnels, et les animaux se déplaçaient presque toujours en marchant.

Aussitôt l'animal d'expérience introduit dans le champ lumineux, nous déclenchions un chronomètre, mettions en marche le voltmètre-enregistreur et commencions à suivre les trajets à l'aide du curseur du pont à fil.

La durée des enregistrements était toujours de 40 minutes par individu. C'est le temps minimum compatible, pour certaines conditions d'éclairement au moins, avec l'adaptation complète des animaux à la lumière expérimentale et avec la manifestation d'un phototropisme régulièrement alternant. Nous n'avons jamais mis deux fois en expérience le même individu.

Dans ces conditions, nous avons soumis les Drosophiles, au cours d'une première expérience, à l'influence de *lumières blanches* d'éclairement compris entre 9 lux (55 ergs/s/cm^2) et 31.000 lux (190.000 ergs/s/cm^2). Une dizaine d'enregistrements individuels ont été effectués pour chacun des éclairements suivants : 9 - 79 - 1480 et 31.000 lux.

Dans une deuxième expérience, nous avons procédé à l'enregistrement des allées et venues de 10 Drosophiles dans chacune des *lumières monochromatiques visibles* dont les longueurs d'onde suivent : 421 - 467 - 489 - 519 - 548 - 575 - 591 - 622 et 635 mμ. Pour toutes ces radiations, l'énergie lumineuse était la même, 18 ergs/s/cm^2, soit le tiers de l'énergie transportée par la lumière blanche la plus faible. Nous avons répété les mesures avec une intensité plus élevée (800 ergs/s/cm^2), pour quatre lumières seulement, dont les longueurs d'onde étaient 421, 489, 548 et 635 mμ. L'énergie transportée par ces radiations monochromatiques est environ double de celle de la lumière blanche de 79 lux ; elle est approximativement 250 fois moindre que celle de la lumière de 31.000 lux.

Pour le dépouillement des graphiques expérimentaux, nous renvoyons le lecteur à la Figure 4 A. Les principales données numériques fournies par nos enregistrements sont les suivantes :

— Nombre de phases positives et négatives en 40 minutes.

— Amplitude et durée de ces phases.

— Vitesse de locomotion, mesurée par la pente des obliques représentant les déplacements photopositifs et photonégatifs du sujet en expérience.

— Période latente du premier déplacement.

— Durée des arrêts entrecoupant la locomotion.

VARIATIONS DE LA VITESSE DE LOCOMOTION

La vitesse de locomotion des animaux phototropiques présente des variations de divers ordres. Nous distinguerons notamment :

— des variations dans le temps de la vitesse individuelle pour un éclairement donné ;

— des variations systématiques de la vitesse de locomotion moyenne, en fonction des conditions d'éclairement (énergie et composition spectrale de la lumière expérimentale).

1° Variations de la vitesse de locomotion en fonction du temps d'exposition à une lumière expérimentale donnée.

Quand on introduit une Drosophile dans le champ lumineux, la vitesse de sa locomotion n'est pas d'emblée maximum : elle augmente graduellement en fonction du temps d'exposition à la lumière expérimentale. Ce fait se vérifie très constamment, aussi bien en lumières blanches qu'en lumières monochromatiques (Fig. 8 et 9). Cette sorte d'*adaptation locomotrice* est particulièrement nette quand les animaux sont très excités par la lumière.

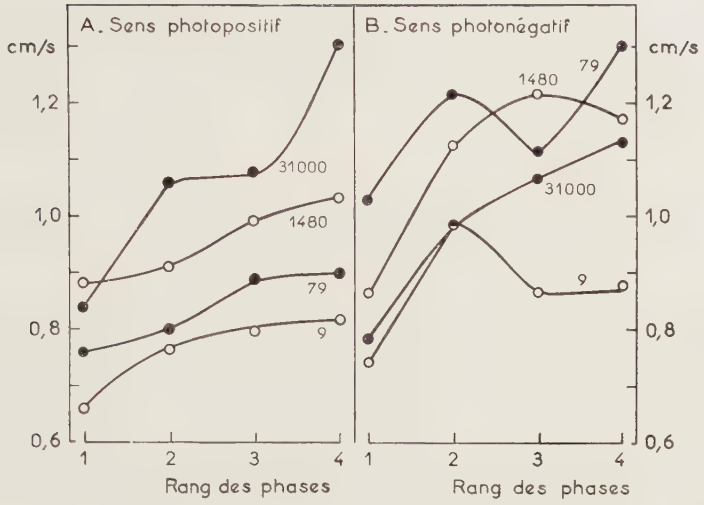

FIGURE 8. — Variations de la vitesse de locomotion *(ordonnées)* lors des premiers parcours *(abcisses)* en lumière blanche dans le tube de Viaud. Paramètre : éclairement (en lux). Chaque point est la moyenne de 10 mesures.

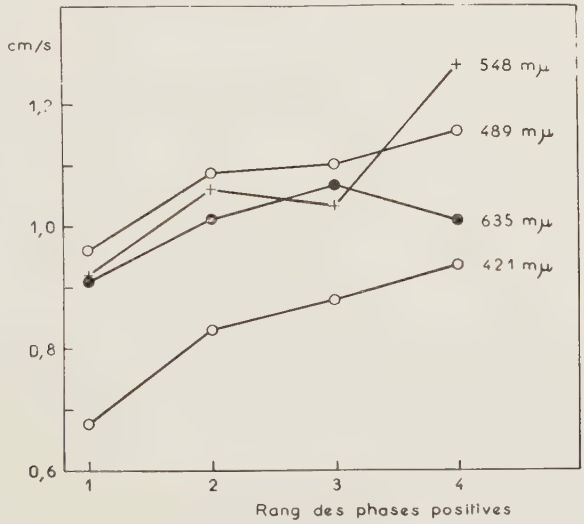

FIGURE 9. — Variations de la vitesse de locomotion *(ordonnées)* lors des premiers parcours *(abcisses)* en lumière colorée dans le tube de Viaud. Paramètre : longueur d'onde des radiations spectrales iso-énergétiques. Chaque point est la moyenne de 10 mesures.

De fait, l'augmentation de la vitesse au cours du temps est plus forte dans les trajets photopositifs, où les animaux sont tournés vers la lumière, en position d'excitation maximum, que dans les trajets négatifs. En outre, le taux d'accroissement de la vitesse entre la première et la quatrième phase est particulièrement important pour l'éclairement le plus intense (Fig. 8 A).

Nous proposerons plus loin (Chapitre V) une interprétation du processus d'adaptation locomotrice.

2° Variations de la vitesse moyenne en fonction des conditions d'éclairement.

a) *Résultats des expériences en lumières blanches.*

L'étagement des courbes de la Figure 8 A suggère l'existence d'une relation directe entre la vitesse de locomotion en sens positif et l'éclairement. Comme le montre le graphique de la Figure 10, cette supposition se confirme dans le cas des trajets photopositifs postérieurs à la période initiale d'adaptation locomotrice : la vitesse de locomotion en sens positif varie linéairement en fonction du logarithme de l'éclairement, conformément à la loi de Weber-Fechner. L'importance de cette « photocinèse » est loin d'être négligeable, car la vitesse augmente, entre 9 et 31.000 lux, de près de 50 pour 100 de la valeur observée à 9 lux.

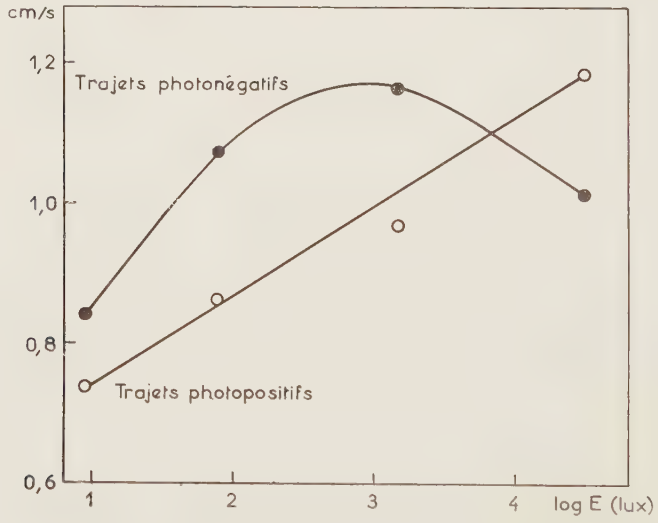

FIGURE 10. — Variations de la vitesse de locomotion *(ordonnées)* en fonction du log de l'éclairement mesuré en lux *(abcisses)*. Expériences en lumière blanche. Chaque point est la moyenne de 10 valeurs individuelles, qui sont elles-mêmes les vitesses moyennes des parcours (positifs ou négatifs) exécutés en 40 minutes, à l'exclusion des parcours initiaux traduisant une « adaptation locomotrice ».

Pourtant, dans ces expériences, les valeurs absolues de la vitesse de marche sont assez faibles ; en effet, sous l'action conjuguée de la lumière et de vibrations mécaniques, une Drosophile peut marcher de deux à trois fois plus rapidement, atteignant couramment la vitesse de 3 cm/s (au lieu de 1,2 cm/s à 31.000 lux, en l'absence d'ébranlements mécaniques). L'effet de stimulation motrice uniquement dû à l'action d'une lumière, même très intense, est donc relativement modeste.

Quoi qu'il en soit, le phototropisme *positif* de la Drosophile apparaît comme une *réponse locomotrice graduée* à l'excitant lumineux, obéissant à une loi très générale de la sensori-motricité, la loi de Weber-Fechner.

Il n'en va pas de même dans le cas des déplacements photonégatifs : aux faibles éclairements, la vitesse de locomotion est supérieure à celle des trajets photopositifs. Mais elle augmente moins rapidement en fonction de l'intensité lumineuse, passe par un maximum pour une valeur du stimulus de l'ordre de quelques centaines de lux et diminue notablement au-delà (Fig. 10).

b) *Résultats des expériences en lumières monochromatiques.*

La lumière « blanche » émise par une source à filament de tungstène est un stimulus composite, comprenant toute une gamme de radiations visibles et ultra-violettes émises avec des énergies variables. Ce stimulus peut suffire pour effectuer une première analyse du phototropisme. Mais par la suite il est indispensable d'opérer avec des radiations monochromatiques, en vue de mieux comprendre le déterminisme psycho-physiologique de ce comportement, en particulier le rôle des différents systèmes photorécepteurs de la Drosophile (yeux composés, ocelles frontaux, éventuellement sens dermatoptique). Dans nos expériences, nous avons recherché d'une part quelle est l'efficacité relative de différentes radiations monochromatiques, toutes d'égale énergie, et d'autre part dans quelle mesure cette efficacité dépend de l'intensité à laquelle on opère.

La Figure 11 représente les variations de la vitesse de locomotion, en fonction de la longueur d'onde des lumières monochromatiques, pour deux valeurs d'énergie différentes : 18 et 800 ergs/s/cm^2. Contrairement au cas des lumières blanches, nous n'avons trouvé, dans ces conditions, aucune différence significative, au point de vue de la vitesse, entre les trajets photopositifs et les trajets photonégatifs.

A cause de la forte variabilité des mesures individuelles, nous avons effectué une analyse de variance pour éprouver la validité statistique des résultats. Cette analyse (Tableau II) a porté sur 160 mesures de vitesse de locomotion, à raison de 20 mesures pour chacune des longueurs d'onde 421, 489, 548 et 635 mμ, aux deux intensités de 18 et 800 ergs/s/cm^2. Chaque mesure est la moyenne de toutes les pentes d'un enregistrement individuel (voir Figure 4A), sauf les pentes initiales correspondant au phénomène d'adaptation locomotrice décrit plus haut. Il s'agit pour moitié de vitesses photopositives et pour moitié de vitesses photonégatives.

Pour interpréter les résultats du Tableau II, nous avons calculé le rapport de variances « F » de Snedecor et recherché si la part de la variance totale due à l'énergie lumineuse ou à la longueur d'onde, ou encore à l'interaction de ces deux facteurs, était significative par rapport à la variance intra-classe ou résiduelle. Or *toutes les valeurs de F sont statistiquement significatives au seuil de confiance de* 1 *pour* 100.

Tableau II

Analyse de variance

Source de variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Variance	F
énergie lumineuse	0,4494	1	0,4494	7,33
longueur d'onde	1,4448	3	0,4816	7,85
interaction énergie - longueur d'onde	2,7909	3	0,9303	15,19
variation intraclasse	9,3236	152	0,0613	
variation totale	14,0087	159	0,0988	

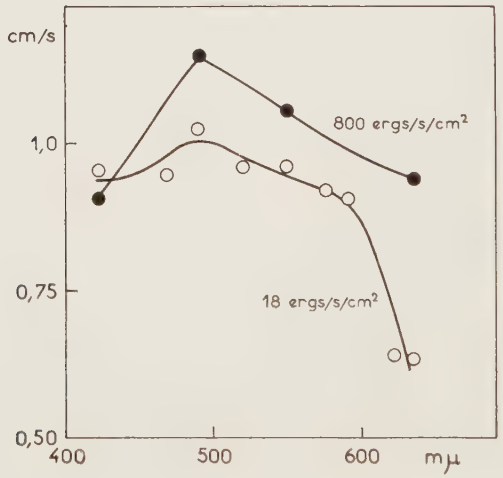

FIGURE 11. — Variations de la vitesse de locomotion *(ordonnées)* en fonction de la longueur d'onde *(abcisses)* de lumières monochromatiques iso-énergétiques. Paramètre: énergie du flux lumineux. Chaque point est la moyenne de 10 valeurs individuelles pour les trajets photopositifs et de 10 valeurs pour les trajets photonégatifs (car, avec les énergies lumineuses utilisées, il n'y a pas de différence entre les vitesses positives et les vitesses négatives). Chaque valeur individuelle est elle-même la moyenne des vitesses de tous les parcours effectués en 40 minutes, à l'exclusion des parcours initiaux traduisant une « adaptation locomotrice ».

Plus concrètement, cela veut dire que les variations de vitesse observées dans nos expériences sont dues principalement aux variations systématiques de la longueur d'onde et de l'intensité des lumières monochromatiques, ainsi qu'à l'interaction de ces deux facteurs. D'après les courbes de la Figure 11, on voit que :

1° A égalité d'énergie, la vitesse de locomotion des Drosophiles dépend de la longueur d'onde des lumières monochromatiques. Ce sont les radiations bleues (vers 490 mμ) qui causent les déplacements les plus rapides. Quand l'intensité lumineuse est relativement faible, la vitesse diminue surtout vers les grandes longueurs d'onde (rouge), beaucoup moins vers les courtes longueurs d'onde (violet). C'est l'inverse en lumière plus intense.

2° Pour une longueur d'onde donnée, la vitesse de locomotion dépend de l'énergie lumineuse. Elle augmente fortement avec l'intensité de la lumière dans le rouge et dans le bleu, à un moindre degré dans le vert. En lumière violette, enfin, la vitesse de locomotion tend à diminuer quand l'énergie lumineuse augmente.

3° L'interaction intensité-longueur d'onde exprime précisément le fait que les lois de variation de la vitesse en fonction de l'énergie lumineuse ne sont pas les mêmes dans les différentes régions du spectre visible. Dans le rouge et le bleu, on observe une *photocinèse,* dans le violet une légère *photo-inhibition.*

DONNEES NUMERIQUES SUR LE PHOTOTROPISME POLYPHASIQUE.

Comme nous l'avons dit, l'alternance régulière de phases positives et de phases négatives est l'un des aspects les plus frappants du phototropisme de *Drosophila melanogaster*. Dans les lignes qui vont suivre, nous indiquerons les éléments nécessaires à la compréhension de ce phénomène fort complexe, que nous tenterons d'expliquer dans un chapitre ultérieur (Chapitre V).

1° Variations de la durée des phases de phototropisme positif et négatif en fonction du temps d'exposition à la lumière expérimentale.

Au moment de leur introduction dans le champ lumineux, les animaux d'expérience, préalablement adaptés à l'obscurité complète, ne présentent pas toujours, d'emblée, un comportement polyphasique typique. Dans certaines conditions d'éclairement, le sujet d'expérience commence par tourner le dos à la lumière et gagne l'extrémité du tube opposée à la source lumineuse. Il peut y demeurer pendant un temps assez long (plusieurs minutes) avant de présenter des phases de phototropisme positif d'amplitude et de durée croissantes, entrecoupées de phases négatives qui le ramènent chaque fois à son point de départ (Fig. 12). La durée des phases positives initiales et celle des phases négatives consécutives augmentent, en fonction de l'ordre de ces phases, en suivant deux lois différentes, jusqu'à un même niveau (Fig. 13 A). Si l'on exprime la durée de chacune des phases positives initiales en la rapportant à celle de la phase négative qui lui succède immédiatement, on obtient une courbe de croissance de forme sigmoïde (Fig. 13 B) : la durée relative des phases photopositives croît, lentement d'abord, puis de plus en

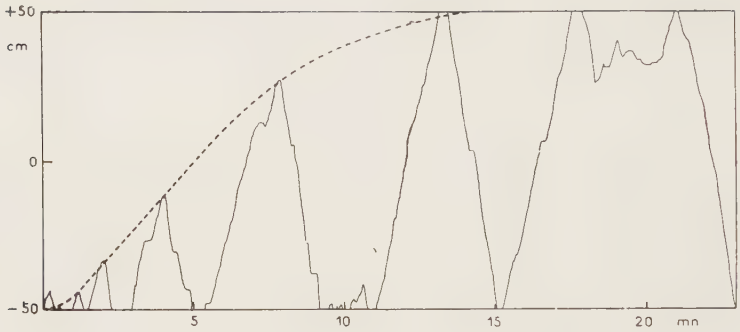

FIGURE 12. — Enregistrement montrant, à titre d'exemple, comment se manifeste l'adaptation à la lumière expérimentale dans le phototropisme alternant d'une Drosophile préalablement adaptée à l'obscurité complète. Enregistrement en lumière blanche de 79 lux.

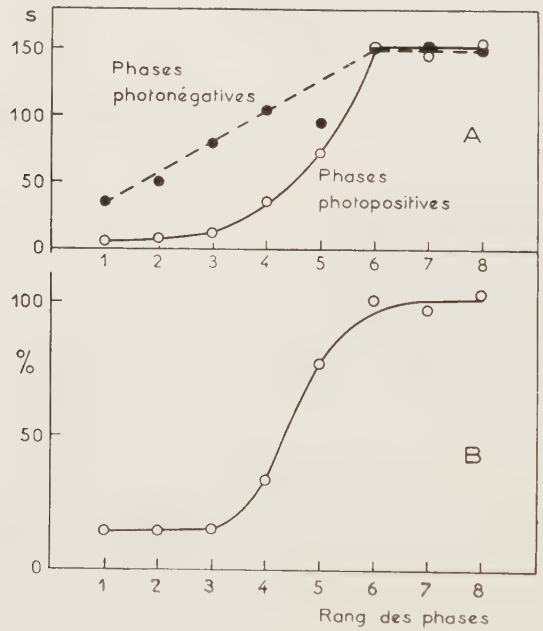

FIGURE 13. — Variations de la durée des premiers parcours phototropiques *(ordonnées)* en fonction de leur ordre de succession *(abcisses). En haut:* croissance de la durée des premiers trajets photopositifs et photonégatifs, mesurée en secondes. — *En bas:* croissance de la durée *relative* des premiers trajets photopositifs, exprimée en pourcentage de la durée des phases négatives immédiatement consécutives. (Valeurs expérimentales empruntées à l'enregistrement de la Figure 12).

plus vite, et tend finalement vers une limite qui correspond à une égalisation approximative des durées des phases positives et négatives. Cette limite définit *l'état d'adaptation des animaux à la lumière expérimentale :* en effet, par la suite, la durée relative des phases positives reste constante jusqu'à la fin de l'expérience.

Ces faits sont très suggestifs, car ils sont exactement superposables à ceux que Viaud (1938) a découverts en étudiant le phototropisme alternant de *Daphnia pulex*. Il y a donc tout lieu de penser que certains des facteurs qui interviennent dans le comportement polyphasique des Daphnies peuvent également être invoqués dans le cas des Drosophiles.

Signalons pourtant que ces manifestations de l'adaptation à la lumière ne sont pas constantes chez la Drosophile ; elles ne s'observent jamais que pour des énergies lumineuses relativement faibles. Quand l'éclairement expérimental augmente, les animaux vont d'emblée vers la source lumineuse dans la proportion de 80 à 90 pour 100. Tout se passe comme si la période initiale d'adaptation à la lumière était « sautée », ce qui semble paradoxal puisque, dans tous les cas, les Insectes sont adaptés à l'obscurité complète avant l'expérience. *A priori*, on pourrait donc s'attendre, au contraire, à des phénomènes d'adaptation d'autant plus évidents que la lumière expérimentale est plus intense, et non à l'inverse.

Pourtant nos observations ne signifient nullement que le processus de l'adaptation à la lumière soit différent suivant l'éclairement. Il faut plutôt admettre l'intervention d'un facteur de comportement qui masque les manifestations de l'adaptation aux fortes intensités lumineuses. Nous tenterons, par la suite, d'identifier ce facteur.

2° Variations de la durée des phases avec l'éclairement.

Comme nous venons de le voir au paragraphe précédent, la durée des phases photopositives diffère peu de celle des phases négatives, chez les animaux adaptés à la lumière expérimentale. Quel que soit l'éclairement utilisé, entre 9 et 31.000 lux, la durée de toutes les phases positives oscille, en moyenne, entre 50 et 55 pour 100 du temps total d'exposition à la lumière (Fig. 14).

Par contre, la fréquence des changements de sens du phototropisme est étroitement liée à l'intensité lumineuse ; et, par suite, *la durée moyenne* des phases de phototropisme positif et négatif varie considérablement avec l'éclairement. D'après les graphiques de la Figure 15, on peut constater :

1° que la durée moyenne des phases positives et celle des phases négatives évoluent parallèlement en fonction de l'intensité de la lumière ;

2° qu'elles passent par un minimum pour un éclairement de l'ordre du millier de lux ;

3° que la durée moyenne des phases est approximativement la même pour la plus forte et pour la plus faible des lumières expérimentales utilisées.

Bornons-nous, pour le moment, à ce simple énoncé des faits, car leur discussion nous entraînerait trop loin. Nous verrons plus loin (Chapitre V) comment il est possible de concevoir les facteurs de comportement capables de les expliquer.

3° Variations de l'amplitude des phases avec l'éclairement.

Quand on compare des enregistrements de trajets effectués sous différentes conditions d'éclairement (Fig. 7), ce qui frappe au premier abord, ce ne sont pas seulement les variations de la fréquence (ou de la durée moyenne) des phases, mais aussi les variations de l'amplitude des parcours.

En lumière blanche forte ou en lumière bleue, on observe généralement une alternance assez régulière de trajets photopositifs et photonégatifs de grande amplitude. Pendant toute la durée des phases positives, l'Insecte parvenu à l'extrémité du tube ne s'en écarte que rarement. Et quand il s'en détourne finalement, c'est le plus souvent pour accomplir un trajet photonégatif assez long.

En lumière blanche faible et surtout en lumière rouge, les trajets des Drosophiles sont beaucoup plus « capricieux ». On ne peut douter que les animaux en expérience soient phototropiques, car ils présentent une tendance générale à se cantonner aux abords de la source lumineuse. Mais cette tendance ne les empêche pas d'effectuer un grand nombre de courts trajets vers la lumière ou en sens opposé. *Le caractère spécifiquement phototropique de ces parcours de faible amplitude semble fort douteux.* En outre, les allées et venues de grande amplitude (rares dans ces conditions d'éclairement) sont

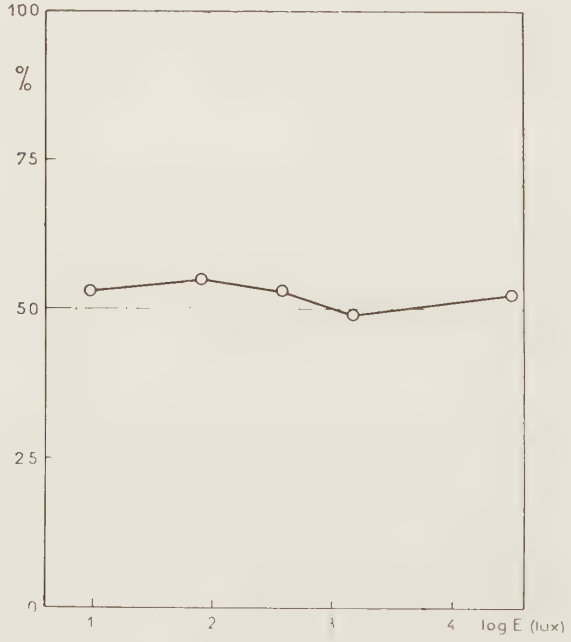

FIGURE 14. — Relation entre la durée totale des phases positives *(ordonnées)* et le log de l'éclairement en lumière blanche mesuré en lux *(abcisses)*. La durée des phases positives est exprimée en pourcentage de la durée totale des parcours (40 mn). — Chaque point est la moyenne de 10 valeurs expérimentales.

entrecoupées de retours en arrière incessants, qui ne s'observent pas dans les lumières fortement excitantes.

En vue d'objectiver cette différence de nature entre les trajets de grande et de faible amplitude, nous avons étudié systématiquement *la répartition statistique de l'amplitude des trajets orientés vers la lumière,* sous différentes conditions expérimentales d'éclairement (lumières blanches et mono-

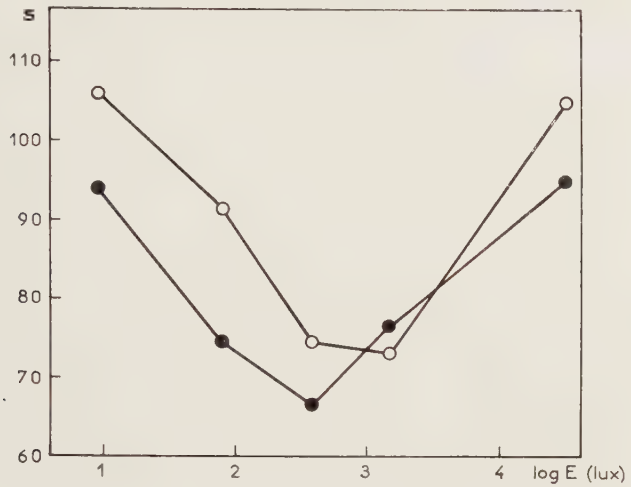

FIGURE 15. — Relation entre la durée moyenne des phases positives et négatives exprimées en secondes *(ordonnées)* et le log de l'éclairement en lumière blanche mesuré en lux *(abcisses). Points blancs:* phases positives. *Points noirs:* phases négatives. Chaque point est la moyenne de 10 valeurs expérimentales.

chromatiques). Dans la plupart des cas, nous avons affaire à des répartitions *bimodales,* en « U » ; c'est-à-dire que la bimodalité de ces distributions est aussi accusée que possible, car les modes correspondent aux deux classes extrêmes (0-10 et 90-100 cm) (1). Voilà donc un argument statistique en faveur d'une différence de nature entre les trajets les plus longs et les plus courts.

Un autre argument semble décisif : la fréquence relative des deux sortes de trajets (ou la hauteur des deux modes) varie en sens inverse, en fonction de l'énergie lumineuse : tandis que le nombre des trajets de grande amplitude *augmente* avec l'intensité de la lumière expérimentale, le nombre des petits trajets *diminue* dans les mêmes conditions (Fig. 16 et 17). On observe le même phénomène avec des lumières monochromatiques d'égale énergie, mais de longueurs d'onde différentes (Fig. 17) : dans les radiations à grande longueur d'onde, qui sont peu excitantes, la fréquence des courts trajets est relativement très élevée, celle des trajets longs presque nulle. Au contraire,

(1) Dans ces distributions, il va de soi que le mode le plus élevé correspond toujours aux trajets de faible amplitude (0 - 10 cm). Car les grands parcours (90 - 100 cm) durent beaucoup plus longtemps (1 à 3 minutes) et leur effectif maximum est limité par la durée des observations individuelles (40 minutes).

dans les radiations à courte longueur d'onde, qui possèdent un pouvoir excitant élevé, la fréquence des petits parcours est bien moindre, celle des grands parcours devient relativement considérable. Nous rejoignons ici les remarques descriptives du début de ce paragraphe.

Tous ces faits suggèrent donc fortement que *les allées et venues des Drosophiles dans le champ lumineux ne sont pas toutes des comportements de même nature*. Nous avons déjà montré (Chapitre I) que les grands parcours sont des manifestations authentiques du phototropisme. Nous verrons par la suite quelle hypothèse peut être émise quant à la nature des trajets de faible amplitude.

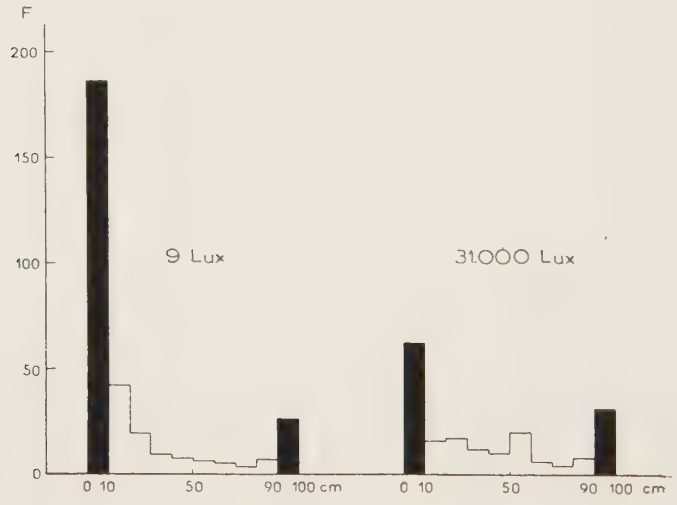

FIGURE 16. — Histogrammes montrant la répartition statistique des amplitudes des trajets orientés vers la source lumineuse dans le tube de Viaud. Expériences en lumière blanche. *Ordonnées:* effectifs. *Abcisses:* longueur des trajets, par classes de 10 cm.

LES PHENOMENES D'INHIBITION.

Nous avons vu plus haut que, dans certaines conditions expérimentales d'éclairement, la vitesse de locomotion des Drosophiles diminue quand l'énergie lumineuse augmente : c'est le cas pour les trajets photonégatifs en lumière blanche forte, pour les trajets positifs et négatifs en lumière violette de 421 mμ de longueur d'onde. Ces phénomènes ne sont pas exceptionnels : la *photoinhibition* est assurément un aspect caractéristique du phototropisme de *Drosophila melanogaster*.

a) Toutes les Drosophiles mises en expérience en lumière blanche ne se comportent pas comme les individus dont les trajets alternants ont été reproduits dans les Figures 4 A, 7 et 12. En fait, certains Insectes sont *très peu*

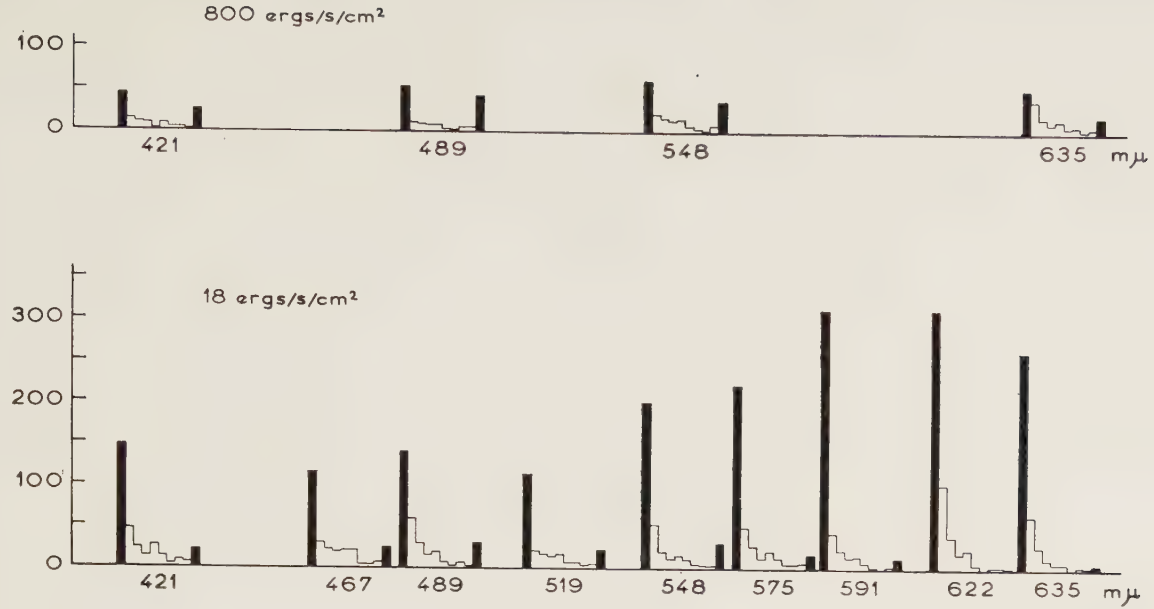

FIGURE 17. — Histogrammes montrant la répartition statistique des amplitudes des trajets orientés vers la source lumineuse dans le tube de Viaud. Expériences en lumières monochromatiques. *Ordonnées:* effectifs. *Abcisses:* longueur des trajets, par classes de 10 cm.

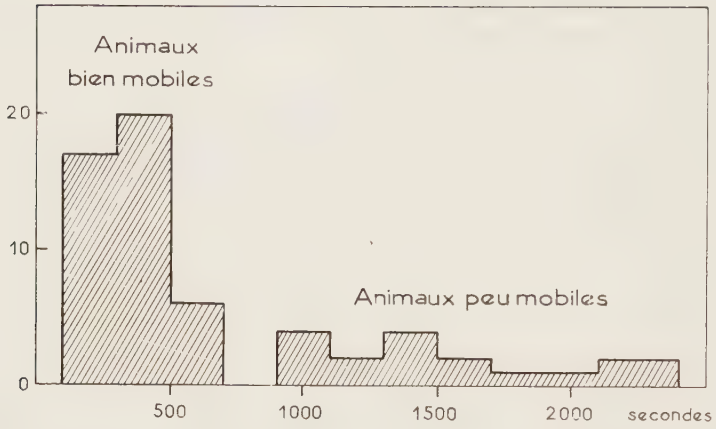

FIGURE 18. — Histogramme montrant la répartition statistique de la durée totale des arrêts en 40 minutes d'exposition à la lumière blanche. *Ordonnées:* effectifs : *Abcisses:* durée des arrêts, par classes de 200 secondes.

mobiles et se montrent extrêmement lents dans leurs rares déplacements (vitesse moyenne de l'ordre de 0,1 cm/s).

L'expression la plus nette de cette dualité réactionnelle s'obtient en étudiant *la répartition statistique de la durée totale des arrêts,* au cours d'une expérience de 40 minutes. L'histogramme de la Figure 18 montre une séparation de l'effectif total des animaux mis en expérience en lumière blanche (N = 61) en deux groupes d'inégale importance. Pour un peu plus des deux tiers des animaux (43 sur 61), la durée totale des arrêts en 40 minutes varie, suivant une distribution unimodale, entre 100 et 700 secondes. Chez les autres — trop peu nombreux pour qu'un mode se dégage nettement — les arrêts varient sans discontinuité de 900 à 2 400 secondes (durée totale d'une expérience).

On pourrait objecter que les animaux « peu mobiles » sont tout simplement indifférents à la lumière. Mais on devrait alors s'attendre à observer des cas de faible mobilité aux éclairements peu intenses surtout. Or il n'en est rien, *bien au contraire:* à 9 lux, tous les animaux successivement mis en expérience se sont montrés bien mobiles ; par contre, nous avons rencontré des individus « peu mobiles » dans tous les autres éclairements (entre 79 et 31.000 lux) (1).

---

(1) A 9 lux, nous avons mis en expérience 10 animaux. Si l'on estime à environ 1/3 la probabilité de tirage d'un individu peu mobile, la probabilité de tirer de façon indépendante et *par le seul jeu du hasard* 10 individus bien mobiles de suite dans la population représentée par notre élevage est :

$$P^{0}_{10} = (1 - 1/3)^{10}, \text{ soit environ } 1/60.$$

Cette probabilité peut être tenue pour pratiquement négligeable. — Soulignons que notre protocole expérimental excluait la possibilité d'une corrélation entre tirages successifs, car nous procédions chaque jour à un seul enregistrement individuel pour chacun des éclairements utilisés ; par suite, les 10 sujets testés pour l'éclairement de 9 lux ont été prélevés à des jours différents dans des tubes d'élevage différents.

Les données obtenues en lumières monochromatiques, et consignées dans le Tableau III, confirment d'ailleurs l'existence d'une relation directe entre l'inhibition et le pouvoir excitant de la lumière.

Tableau III

Lumières spectrales	Effectif mis en expérience	Nombre d'individus « peu mobiles »
violet-bleu (421 - 467 - 489 mμ)	55	9 (16,4 p. 100)
vert (519 - 548 - 575 mμ)	49	10 (20,4 p. 100)
jaune-orangé-rouge (591 - 622 - 635 mμ)	43	1 (2,3 p. 100)

Car dans les radiations de grande longueur d'onde, qui sont les moins excitantes, la fréquence des animaux peu mobiles est très faible. Elle est notablement plus élevée, par contre, dans les radiations de courtes et moyennes longueurs d'onde, dont le pouvoir excitant est plus fort. La validité statistique de ces résultats est attestée par le calcul du carré moyen de contingence : $\chi^2 = 7{,}02$; cette valeur est significative au seuil de $P = 0{,}03$ (avec 2 degrés de liberté). Par suite, si certains animaux se montrent très lents ou même complètement immobiles dans le champ lumineux, ce n'est pas qu'ils soient indifférents à la lumière expérimentale. Il semble au contraire que ce soit *la conséquence d'une excitation trop forte.*

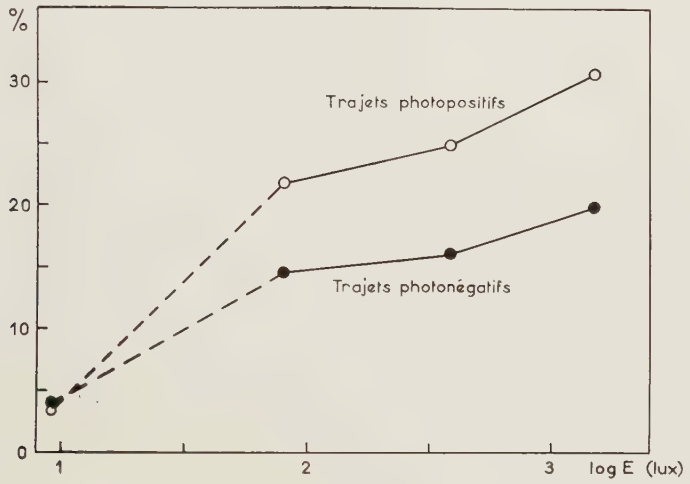

FIGURE 19. — Relation entre le degré de la photo-inhibition et l'intensité de la lumière blanche. *Ordonnées:* pourcentage des cas où la durée des arrêts dépasse celle de la locomotion. *Abcisses:* log de l'éclairement, mesuré en lux.

b) Cette manière de voir est confirmée par une expérience différente, dans laquelle nous avons examiné en lumière blanche un plus grand nombre d'Insectes (N = 124), du point de vue de la seule photo-inhibition. Pour chaque Drosophile, nous avons chronométré la durée d'un parcours photopositif et d'un parcours photonégatif (d'une longueur de 50 cm chacun), en décomptant de la durée totale de ces trajets le temps consacré aux arrêts. Les résultats de cette expérience sont représentés dans la Figure 19 : le pourcentage des cas où la durée des arrêts excède celle de la locomotion est très faible pour un éclairement de 9 lux (en sens positif comme en sens négatif). Ce pourcentage augmente en raison directe de l'énergie lumineuse.

On peut conclure de ces données :

1° que la photo-inhibition est d'autant plus accusée que la lumière expérimentale est plus forte ;

2° que la photo-inhibition s'observe aussi bien dans les trajets photonégatifs que dans les trajets photopositifs ;

3° que la photo-inhibition se manifeste avant tout par la multiplication et le prolongement des arrêts entrecoupant la locomotion. Il existe en outre une corrélation positive ($\varrho = + 0{,}34$, significative à $P = 0{,}01$) entre la durée des arrêts et le temps consacré à la locomotion. Cela signifie qu'*en moyenne* les Insectes qui s'arrêtent le plus longtemps sont aussi les moins rapides. La photo-inhibition s'exprimerait donc à la fois par le ralentissement de la locomotion et l'augmentation de la durée des arrêts intermédiaires.

c) *Période latente de la locomotion.*

En lumières faibles ou moyennes, les animaux se mettent en marche dès leur introduction dans le champ lumineux. Mais dans les lumières intenses — blanches et monochromatiques — nous avons observé dans la plupart des cas une *période latente initiale*, au cours de laquelle les Drosophiles demeurent immobiles. Cette période peut varier entre 3 et 20 minutes environ, selon les individus. La vitesse des trajets ultérieurs est normale (de l'ordre de 1 cm/s) ; par conséquent, le phénomène de la période latente ne peut être assimilé au comportement des animaux « peu mobiles », dont les arrêts prolongés entrecoupent les phases de locomotion pendant toute la durée de l'expérience. Il s'apparente plus probablement aux processus d'adaptation à la lumière expérimentale que nous avons décrits plus haut.

En lumières monochromatiques d'égale énergie (800 ergs/s/cm^2), les variations de la période latente sont intéressantes (Tableau IV) : en effet, cette forme de la photo-inhibition est particulièrement développée dans le violet et le vert ; elle est plus discrète dans les radiations bleues et surtout dans les radiations rouges.

Tableau IV

Longueur d'onde des lumières spectrales (mμ)	Fréquence des animaux présentant une période latente	Durée moyenne de la période latente (secondes)
421	9 (sur 10)	366
489	5 (sur 10)	233
548	7 (sur 10)	336
635	5 (sur 10)	96

Ces données doivent être rapprochées de celles qui concernent les variations de la vitesse de locomotion en fonction de l'intensité des lumières colorées (Fig. 11 ci-dessus). Dans les lumières monochromatiques visibles, la photo-inhibition est surtout évidente dans le violet et le vert, beaucoup moins dans le bleu et le rouge.

*
* *

C'est volontairement que nous avons présenté tous ces résultats de la façon la plus descriptive et la plus positive, nous réservant de les interpréter et de les discuter dans un chapitre ultérieur (Chapitre V), en les confrontant avec les données d'autres expériences.

Pour conclure, nous indiquerons, toujours au plan de la description, comment on peut se représenter schématiquement le comportement phototropique d'un « individu moyen ».

Dans des conditions de faible excitation, une Drosophile mise en expérience après adaptation complète à l'obscurité se détourne d'abord de la source lumineuse et gagne l'extrémité opposée du tube, à une vitesse très modérée. Elle y demeure pendant quelques minutes, puis amorce un premier trajet vers la lumière. Au bout de quelques centimètres, elle fait demi-tour et revient à son point de départ. Peu de temps après, elle repart vers la lumière et l'on assiste alors, typiquement, à un processus d'adaptation, au cours duquel la durée et l'amplitude des phases photopositives augmentent graduellement. Lors de ces premiers trajets, la vitesse augmente régulièrement jusqu'à un certain niveau, au reste relativement peu élevé. Une fois l'animal adapté à la lumière, il a tendance à se cantonner aux abords de la source lumineuse dont il paraît bien supporter l'action. Toutefois, il exécute de temps à autre un trajet photonégatif de grande amplitude. Sur ces longs parcours se greffent une multitude d'allées et venues secondaires, longues de quelques centimètres seulement et particulièrement fréquentes aux extrémités du tube. Le caractère spécifiquement phototropique des trajets secondaires est fort douteux. En lumière faible, les processus d'inhibition sont très discrets : la durée des arrêts qui entrecoupent la locomotion est brève, la période latente initiale, négligeable.

Quand le pouvoir excitant de la lumière est intense, les Drosophiles se dirigent d'emblée vers la source lumineuse. Les phénomènes d'adaptation sensorielle ne se manifestent pas dans le comportement. La locomotion est plus rapide qu'en lumière faible ; elle ne débute qu'à la suite d'une période latente de plusieurs minutes. Les allées et venues dans le champ lumineux sont plus amples et moins « capricieuses ». Les animaux ne se cantonnent plus aux abords de la source lumineuse, mais ils vont et viennent entre les deux extrémités du tube. L'ensemble du phénomène est encore compliqué par les manifestations de la photo-inhibition : arrêts prolongés entrecoupant la locomotion, présence d'animaux « peu mobiles » dans la population expérimentale, etc...

CHAPITRE III

DONNÉES QUANTITATIVES SUR LE PHOTOTROPISME DES DROSOPHILES EN GROUPES

Les travaux de Bohn et Drzewina (1920), d'Allee (1928) et surtout les recherches de Grassé et de son école ont mis en évidence l'existence d'« effets de masse » et d'« effets de groupe », notamment chez les Insectes : ce sont des modifications importantes de la physiologie ou du comportement individuel, sous l'influence du groupement des animaux. Ainsi Grassé signalait dès 1923 « que des Criquets réunis en grand nombre (une cinquantaine environ) ne réagissent pas à la lumière comme des sujets isolés. Le départ de quelques uns d'entre eux vers la source lumineuse entraîne bien souvent celui d'individus qui restaient immobiles ». Et l'auteur ajoute : « On ne s'attendait guère à voir les Orthoptères agir comme les Moutons de Panurge ».

La plupart des recherches antérieures sur le phototropisme de *Drosophila melanogaster* ont été conduites sur des animaux en groupes plus ou moins nombreux. Il était donc indispensable de vérifier dans quelle mesure l'analyse du comportement phototropique individuel pouvait rendre compte des réactions d'animaux groupés.

Les expériences portant sur des Drosophiles en groupes présentent aussi un intérêt de caractère plus technique. Nous l'avons dit, l'enregistrement continu et prolongé de trajets individuels dans le champ lumineux est la seule méthode capable de rendre fidèlement la « physionomie » du phototropisme alternant. Mais cette méthode comporte des limitations. En premier lieu elle est très lourde et ne permet pas toujours d'expérimenter sur des effectifs suffisants. Avec une méthode d'examen plus rapide, nous aurions pu éviter parfois de recourir à la statistique des petits échantillons, en accumulant un nombre plus élevé de résultats individuels. Deuxièmement, l'enregistrement continu des allées et venues est évidemment limité par la sensibilité visuelle de l'observateur ; il est impraticable pour des lumières blanches trop faibles ou des lumières monochromatiques peu visibles (l'ultra-violet et le rouge extrême).

Pour combler ces lacunes, nous avons eu recours à l'enregistrement des déplacements de Drosophiles en groupes, par une méthode photographique.

PROTOCOLE EXPERIMENTAL.

Dans ces expériences, nous avons appliqué la méthode du « centre de

gravité statistique » de Viaud (1932), c'est-à-dire la détermination de la position moyenne d'un groupe dans l'appareillage en tube et l'étude de ses déplacements en fonction du temps; cette détermination se fait sur des clichés photographiques pris à des intervalles de temps fixés à l'avance. La méthode du « centre de gravité statistique » a fait récemment l'objet d'applications multiples dans les recherches sur les tropismes des Animaux (travaux de E. Schwartz, 1952 - 1953, sur le rhéotropisme anadromique et les chimiotropismes de *Planaria lugubris;* de Heintz, 1958, sur certains chimiotropismes des Poissons; de Ginet, 1960, sur le rhéotropisme catadromique de l'Amphipode *Niphargus*).

La durée de nos expériences est de 40 minutes, comme celle des enregistrements individuels. Une demi-heure avant le début de l'expérience proprement dite, les Drosophiles sont introduites dans le tube par lots de 50 et elles s'y adaptent à l'obscurité. Ce procédé présente l'avantage d'éviter toute stimulation mécanique au moment où la lumière expérimentale est allumée.

Nous avons institué deux expériences principales : l'une en lumière blanche, entre 4×10^{-4} et 2×10^{4} lux, l'autre en lumière monochromatiques d'égale énergie (18 ergs/s/cm^2) et de longueurs d'onde comprises entre 366 mμ (ultraviolet de Wood) et 690 mμ.

Pour chacune des conditions expérimentales d'éclairement, les mesures ont été répétées dix fois sur des lots d'animaux différents. Puis les résultats ont été cumulés pour le calcul d'un « centre de gravité statistique » *moyen,* ou position moyenne du « super-groupe » de 500 Insectes.

Le dépouillement des enregistrements photographiques donne lieu au calcul des indices suivants :

— G_0, position moyenne du groupe au temps zéro, c'est-à-dire au début de l'expérience;

— G_t, position moyenne au temps *t;*

— $(G_{40} - G_0)$, déplacement du « centre de gravité statistique » entre le début de l'expérience et la fin (40ème minute);

— R_p et R_n, indices de *recrutement* des Insectes dans les deux classes extrêmes de la distribution des positions individuelles, c'est-à-dire dans les dix centimètres terminaux du tube, du côté de la source lumineuse (*recrutement positif*) et du côté opposé (*recrutement négatif*). Ces indices mesurent les variations de l'effectif des classes extrêmes (exprimées en pourcentage de l'effectif total), entre le début et la fin de l'expérience;

— M, *mobilité moyenne* du groupe, évaluée par le rapport

$$\frac{v_{40} - v_0}{v_0}$$

v_0 étant la dispersion des animaux dans le tube au début de l'expérience (mesurée par la variance de la distribution des positions individuelles) et v_{40} la dispersion au bout de 40 minutes d'exposition à la lumière. Cet indice est bien adapté à la durée des expériences, car en 40 minutes les Insectes se dispersent dans le tube sous l'influence de la lumière, mais ils ne disposent pas d'un temps suffisant pour se regrouper complètement aux abords de la source lumineuse et la variance de la distribution des positions individuelles ne cesse d'augmenter en fonction du temps (Fig. 20).

Pour vérifier la validité de la méthode employée, nous avons procédé à deux expériences de contrôle :

1° Comportement des groupes à l'obscurité totale:

Quand on applique le protocole que nous venons de décrire en l'absence de toute lumière expérimentale, on constate que le « centre de gravité statistique » du groupe de contrôle ne varie pas significativement au cours des 40 minutes d'expériences (Fig. 21). Cela ne veut pas dire que tous les animaux restent immobiles à l'obscurité; l'évolution dans le temps de la variance de la distribution des positions individuelles montre au contraire que les Drosophiles à l'obscurité tendent à se répartir dans le tube en l'occupant jusqu'à ses extrémités. Mais les déplacements individuels s'effectuent sans orientation préférentielle vers l'une ou l'autre des extrémités du tube, quand l'appareillage n'est pas éclairé. Dans le cas contraire, tous les déplacements statistiquement significatifs de la moyenne des positions individuelles pourront donc être considérés comme des effets de la stimulation photique, à l'exclusion de tout facteur parasite.

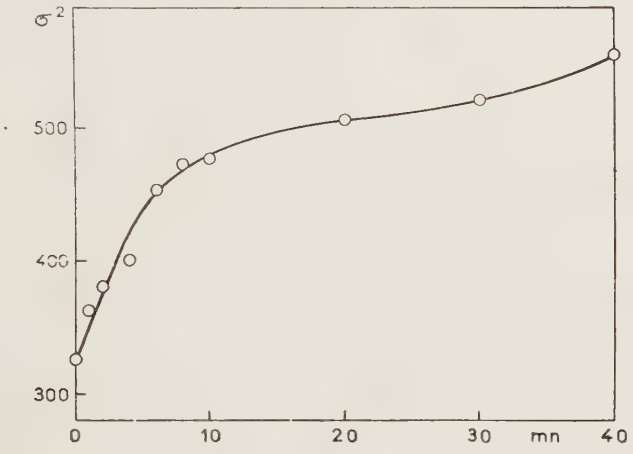

FIGURE 20. — Variations en fonction du temps *(abcisses)* de la variance des positions individuelles dans le tube de Viaud *(ordonnées)*. — Données cumulées portant sur 10 lots de 50 Insectes; lumière blanche de 0,04 lux.

2° Rôle éventuel de la lumière de prise de vues:

Pour vérifier que la lumière rouge servant à la prise de vues photographiques n'influence pas le phototropisme des Drosophiles, nous avons soumis deux lots de 50 Insectes à l'action d'une lumière blanche de 0,02 lux. Chaque lot a été testé à deux reprises, à 24 heures d'intervalle. Dans l'une des épreuves il n'était photographié que deux fois, au début et à la fin de l'expérience. Dans l'autre, dix photographies étaient prises aux temps habituels : 0 - 1 - 2 - 4 - 6 - 8 - 10 - 20 - 30 et 40 minutes après l'allumage de la lumière expérimentale. Pour le lot A, nous avons commencé par l'épreuve des deux photos,

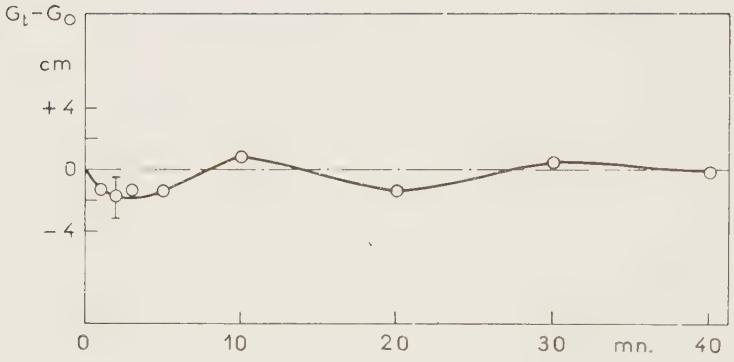

FIGURE 21. — Expérience de contrôle, montrant les déplacements *à l'obscurité* du « centre de gravité statistique » d'un groupe de 50 Drosophiles dans l'appareil de Viaud. *Ordonnées:* position moyenne du groupe au temps *t*. *Abcisses:* temps d'exposition. — La variabilité, indiquée pour le déplacement le plus ample, correspond à ± 1 écart-type de la moyenne.

pour le lot B par celle des dix photos. Dans tous les cas, les expériences ont débuté à la même heure (16 h. 30) ; elles ont porté sur des mâles âgés de 6 jours lors de la première épreuve.

Les résultats sont résumés dans le Tableau V : il n'y a pas d'influence systématique du nombre de prises de vues sur l'indice d'attraction finale

Tableau V.

Expérience n°	Lot	Nombre de prises de vue	$(G_{40} - G_0)$ (cm)	Ecart-type de $(G_{40} - G_0)$
687	A	2	+ 14,1	3,05
688	A	10	+ 18,1	3,96
689	B	10	+ 16,2	3,45
690	B	2	+ 19,2	3,48

« CINETIQUE » DES REACTIONS PHOTOTROPIQUES EN GROUPES.

Par le terme de « cinétique » des réactions phototropiques, nous entendons la marche de ces réactions en fonction du temps, par analogie avec la cinétique chimique. La cinétique du phototropisme des Drosophiles en groupes s'exprime quantitativement par les variations de $(G_t - G_0)$ au cours des 40 minutes d'exposition des Insectes à la lumière. A titre d'exemple, le graphique de la Figure 22 représente les déplacements de la position moyenne des animaux, pour deux éclairements très différents causant l'un une attraction, l'autre une répulsion phototropique.

Pour chacune de ces conditions expérimentales, la courbe en trait fort figure les déplacements du centre de gravité statistique moyen du « super-groupe » de 500 Drosophiles. La régularité de ces variations contraste avec les oscillations multiples des courbes en trait fin, qui représentent les déplacements du centre de gravité statistique de différents lots d'Insectes succes-

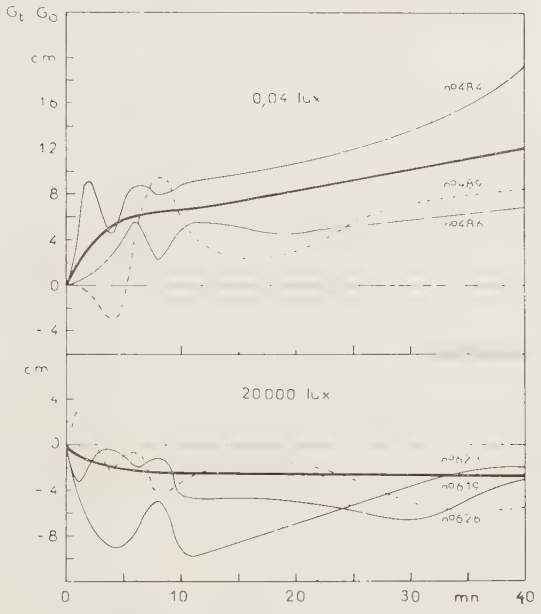

FIGURE 22. — « Cinétique » des réactions phototropiques en lumière blanche : déplacements du « centre de gravité statistique » momentané *(ordonnées)*, en fonction du temps *(abcisses)*. Réactions à un faible éclairement *(en haut)* et à un très fort éclairement *(en bas)*. — Les courbes en trait fin sont des exemples montrant les *oscillations* du « centre de gravité statistique » pour divers lots de 50 animaux. Les courbes en trait fort représentent les déplacements de la position moyenne d'un « super-groupe » de 500 individus (10 échantillons de 50).

sivement mis en expérience. En règle générale, on observe dans les premières minutes une oscillation d'assez grande amplitude, suivie d'autres oscillations plus amorties, puis un déplacement graduel et parfois une complète stabilisation de la position de G_t. A cet égard, il n'y a pas de différence essentielle entre les mouvements de masse en lumière blanche et en lumières monochromatiques.

Tous ces phénomènes ressemblent étroitement à ceux que Viaud (1938) a décrits à propos des Daphnies et nous pouvons retenir la même explication que cet auteur pour rendre compte des oscillations initiales et de la stabilisation finale de la valeur de G_t. L'observation directe des groupes d'animaux dans le tube montre en effet qu'au début de l'expérience il se produit une

« ruée » des animaux vers la source lumineuse — ou en sens inverse si l'éclairement est très intense. Mais, à mesure que l'excitation se prolonge, on observe à tout moment des inversions du sens des déplacements individuels ; de sorte que les allées et venues tendent à se « déphaser » de plus en plus. La stabilisation finale correspond à l'établissement d'un équilibre entre les trajets photopositifs et les trajets photonégatifs. Quant à la régularité des courbes moyennes, elle s'explique par l'asynchronisme des oscillations initiales pour les différents lots : le maximum initial survient au bout de 1, 2, 4, 6 minutes suivant les cas, et les oscillations ultérieures ne sont pas davantage en phase (1).

Dans leur phototropisme en groupes, les Drosophiles se différencient pourtant des Daphnies sur un point important : les oscillations initiales de la position du centre de gravité statistique sont de bien moindre amplitude. Comme le montre l'observation directe, ce fait résulte de l'*immobilité* d'une fraction importante des lots expérimentaux. L'examen des résultats quantitatifs nous montrera s'il s'agit, comme dans le cas des individus isolés, d'une photo-inhibition d'autant plus accusée que le pouvoir excitant du stimulus lumineux est plus fort, ou d'un phénomène de nature différente.

RESULTATS NUMERIQUES DES EXPERIENCES EN LUMIERES BLANCHES.

Les graphiques de la Figure 23 récapitulent les principaux aspects quantitatifs du phototropisme en lumière blanche des Drosophiles groupées. La courbe A représente les variations de $(G_{40} - G_0)$ — attraction ou répulsion phototropique finale — en fonction du logarithme de l'éclairement (mesuré en lux). D'après cette courbe, le *seuil absolu* des réactions phototropiques en lumières blanches correspond à un éclairement très faible, inférieur au millième de lux. Entre cette valeur liminaire et un éclairement de 0,04 lux, l'attraction moyenne finale augmente rapidement jusqu'à un maximum. Ensuite, au fur et à mesure que l'éclairement devient plus intense, l'attraction phototropique globale diminue ; elle s'annule pour un éclairement de l'ordre de 5.000 lux. A 20.000 lux, elle tend à faire place à une répulsion phototropique. Mais dans nos expériences celle-ci n'est pas statistiquement significative.

Deux enseignements peuvent être tirés de ces faits :

1° les Drosophiles sont sensibles à des lumières blanches d'intensité bien plus faible que celles utilisées dans les enregistrements de parcours individuels. Le millième de lux est un éclairement que l'œil humain même ne perçoit que dans certaines conditions favorables d'adaptation à l'obscurité.

2° *Drosophila melanogaster* est, *en moyenne*, un organisme « lucicole ». Car le phototropisme positif des groupes ne tend à s'inverser (statistiquement) que sous l'effet d'une lumière forte. L'observation directe montre pourtant que le phototropisme négatif se manifeste déjà, en alternance avec le phototropisme positif, pour des éclairements de l'ordre de quelques lux

(1) L'origine de ces différences entre les échantillons n'est pas claire. Nous pensons cependant qu'elles s'expliquent en partie par les *variations nycthémérales de la réactivité phototropique :* car les lots utilisés en fin d'après-midi se montrent toujours plus mobiles et sont plus attirés vers la lumière que ceux qui sont mis en expérience au début. Bien entendu, nous avons toujours pris soin d'équilibrer nos séries expérimentales de manière à neutraliser cette influence parasite.

(au-dessous, les Insectes ne sont plus visibles dans l'appareil de Viaud). Par conséquent, l'attraction finale ou la répulsion finale des groupes doit être conçue comme la résultante d'allées et venues incessantes, dans lesquelles la durée totale des phases positives l'emporte sur celle des phases négatives, ou inversement.

Pour comprendre les variations de $(G_{40} - G_0)$ avec l'éclairement, il suffit de se reporter aux courbes B, C et D de la Figure 23. Les courbes B et C représentent les variations du recrutement photopositif et photonégatif, la courbe D celles de la mobilité moyenne des animaux dans le champ lumineux, en fonction de l'éclairement. Ces trois courbes présentent un point remarquable (maximum pour B et D, minimum pour C) correspondant approximativement au maximum réactionnel de la courbe A. L'augmentation de $(G_{40} - G_0)$ aux très faibles éclairements s'explique donc à la fois par une mobilisation de plus en plus prononcée des animaux (courbe D) et par une prédominance de plus en plus accusée des trajets orientés vers la lumière sur les trajets orientés en sens inverse (courbes B et C). Quant à la diminution de $(G_{40} - G_0)$, pour des éclairements plus intenses, elle résulte d'une part d'une diminution graduelle de la mobilité (photo-inhibition), d'autre part d'une augmentation du nombre des trajets photonégatifs et d'une diminution corrélative du nombre des trajets photopositifs.

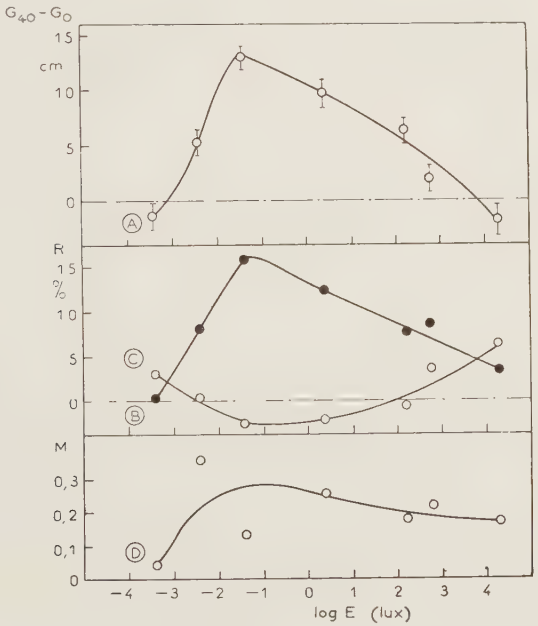

FIGURE 23. — Le phototropisme en lumière blanche de Drosophiles groupées. — Variations, en fonction du log de l'éclairement *(abcisses)*, de la position finale du « centre de gravité statistique » (courbe A), du recrutement photopositif (courbe B) et photonégatif (courbe C), de la mobilité moyenne (courbe D). Pour la courbe A, les indices de dispersion sont donnés par un écart-type de la moyenne.

Deux ordres de facteurs paraissent donc régir les déplacements phototropiques des Drosophiles en groupes, les uns liés à la mobilité générale des animaux, les autres au sens prédominant de leur phototropisme. Mais leur dissociation complète n'est pas possible en lumière blanche, puisqu'ils évoluent parallèlement en fonction de l'intensité lumineuse. Pour la réaliser, il faut avoir recours à des éclairements monochromatiques.

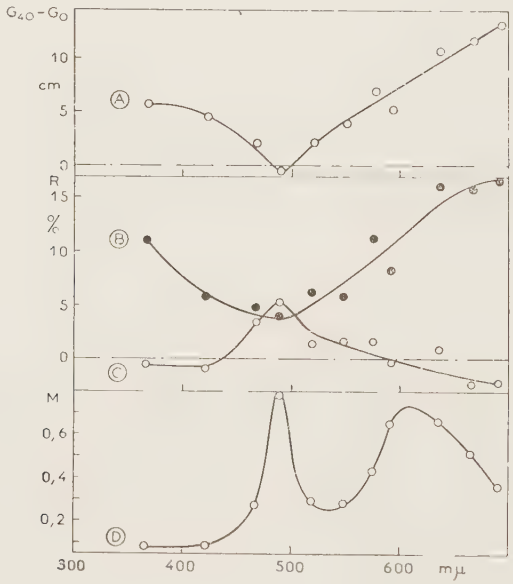

FIGURE 24. — Le phototropisme de Drosophiles groupées, en lumières monochromatiques iso-énergétiques. — Variations, en fonction de la longueur d'onde *(abcisses)*, de la position finale du « centre de gravité statistique » (courbe A), du recrutement photopositif (courbe B) et photonégatif (courbe C), de la mobilité moyenne (courbe D).

RESULTATS NUMERIQUES DES EXPERIENCES EN LUMIERES COLOREES.

La courbe A de la Figure 24 représente les variations de l'attraction finale moyenne ($G_{40} - G_0$), en fonction de la longueur d'onde de lumières monochromatiques iso-énergétiques, entre le rouge de 690 mμ et l'ultra-violet de 366 mμ de longueur d'onde. De ce graphique, il ressort que les Drosophiles sont fortement attirées par les lumières peu réfrangibles (rouge et orangé), que l'attraction globale finale décroît régulièrement dans le jaune et le vert, s'annule en lumière bleue de 490 mμ, enfin augmente à nouveau dans le

violet et l'ultra-violet, mais à un moindre degré qu'à l'autre extrémité du spectre.

Comme en lumière blanche, les variations des recrutements positif et négatif et de la mobilité moyenne permettent de comprendre celles de l'attraction finale (Fig. 24, courbes B, C et D). La position du minimum d'attraction (490 mμ) résulte du fait que le nombre des parcours photopositifs et celui des parcours photonégatifs s'équilibrent approximativement. Ici, *la photo-inhibition n'est pas en jeu,* comme dans les lumières blanches fortes, car la mobilité des animaux présente un maximum dans le bleu, et non un minimum.

Dans les lumières peu réfrangibles (orangé et rouge), la valeur élevée de l'attraction finale moyenne dépend avant tout de l'importance du recrutement photopositif. Le recrutement photonégatif est négligeable ou nul. De même que dans le bleu, la mobilité moyenne est élevée et la photo-inhibition n'apparaît pas (1).

Dans le violet et l'ultra-violet d'une part, dans le vert d'autre part, la situation est différente : car la photo-inhibition qui s'exerce dans ces longueurs d'onde restreint considérablement le niveau de l'attraction globale finale, en dépit d'une forte prédominance du recrutement photopositif sur le recrutement photonégatif.

Les expériences en lumières monochromatiques nous permettent donc de dissocier les facteurs liés à la mobilité générale des animaux de ceux qui sont liés au sens prédominant du phototropisme. Selon les longueurs d'onde, les uns ou les autres exercent une influence déterminante sur le comportement phototropique des Drosophiles en groupes. Nous verrons plus loin comment on peut concevoir les interactions de ces facteurs et leur nature physiologique probable (Chapitre V).

LA QUESTION DE L'INFLUENCE DU GROUPEMENT SUR LE PHOTOTROPISME DE *DROSOPHILA MELANOGASTER.*

Dans le cadre de ce chapitre descriptif, nous ne pouvons qu'évoquer cette question, et nous remettrons à plus tard de décider si le phototropisme individuel et celui des animaux groupés s'expliquent adéquatement par les mêmes facteurs de comportement, ou bien s'il faut conclure à l'intervention de facteurs spécifiquement liés au groupement.

Mais dès à présent, nous possédons certains éléments de réponse, basés sur *l'observation* du comportement des animaux en groupe. Rappelons, en premier lieu, que le phototropisme polyphasique typique s'observe aussi bien chez les Insectes groupés qu'isolés : il est facile de s'en rendre compte en suivant les allées et venues de certains individus au sein de la population expérimentale (ce qui est réalisable quand l'effectif de celle-ci est de l'ordre d'une cinquantaine). De même que chez les animaux isolés, la fréquence des alternances de phases paraît liée à la qualité et à l'intensité de la lumière stimulatrice. En particulier, les phases négatives sont de grande amplitude

(1) La décroissance de la mobilité moyenne dans les lumières rouges extrêmes n'est pas un phénomène de photo-inhibition. Comme dans le cas des lumières blanches faibles (entre 4×10^{-4} et 4×10^{-2} lux), elle s'explique par le fait que le seuil réactionnel n'est franchi que pour une certaine proportion des animaux en expérience ; les autres se déplacent sans orientation préférentielle, parce qu'ils sont indifférents aux radiations du rouge extrême.

et de longue durée en lumière blanche forte et en lumière bleue de 490 mμ. Elles paraissent au contraire plus rares et moins prolongées en lumière blanche faible et en lumière rouge de 635 mμ. Par conséquent, au point de vue du phototropisme polyphasique, *il n'y a pas de différence de nature entre le comportement phototropique des individus isolés et celui des Insectes en groupes.*

La photo-inhibition, nous l'avons dit, est un des aspects les plus caractéristiques du phototropisme individuel de *Drosophila melanogaster.* Or elle se rencontre avec une égale netteté chez les animaux groupés. Dans certaines conditions d'éclairement (lumières blanches fortes, lumières monochromatiques vertes et violettes), une fraction importante des lots expérimentaux reste immobile pendant un temps très long, parfois pendant toute la durée de l'exposition à la lumière. Sur les enregistrements photographiques, ce phénomène se traduit par une forte hétérogénéité dans le peuplement du tube expérimental (Fig. 4 B) : les régions les plus voisines du milieu du tube (point d'entrée des Drosophiles) restent souvent les plus peuplées pendant toute la durée des expériences, même si le recrutement photopositif ou photonégatif est important.

Par conséquent, les deux aspects les plus significatifs du phototropisme des Drosophiles (changements de sens périodiques du tropisme et inhibition par une excitation lumineuse intense) s'observent également bien dans le comportement des individus isolés et groupés et il n'y a pas de différence radicale à cet égard entre les deux conditions expérimentales. *L'existence d'un « effet de groupe » dans le phototropisme de la Drosophile est donc assez problématique.*

Cela n'implique nullement qu'il n'y ait pas d'interactions individuelles chez les animaux en groupe. Au contraire de tels processus sont fréquents, notamment en relation avec la tendance sexuelle : on observe couramment des mâles qui se courtisent en se poursuivant par files de plusieurs animaux en chapelet. Il advient aussi que des individus immobiles soient « mis en branle » au passage d'un congénère. Mais *à cause du caractère polyphasique du phototropisme de la Dosophile* ces phénomènes n'interfèrent pas systématiquement avec les réactions à la lumière. Car les processus d'entraînement inter-individuel se produisent avec une fréquence à peu près égale dans les parcours photopositifs et dans les parcours photonégatifs.

CHAPITRE IV

ÉTUDE DE L'ORIENTATION AXIALE PHOTOTROPIQUE

Pour Loeb et son école, les processus d'orientation axiale constituaient l'essence même du phototropisme des Animaux, conçu comme une réplique exacte de celui des Végétaux. Mais, dès 1908, en conclusion d'expériences sur les mouvements de manège chez *Drosophila melanogaster*, Carpenter indiquait très nettement que l'aspect primordial du phototropisme de cet Insecte était la locomotion vers la source lumineuse, même dans des conditions où l'orientation axiale est défectueuse. Chez les Diptères, une très simple et très belle expérience de Mast (1923) vient confirmer ce point de vue : une Eristale amputée d'une patte antérieure et de la patte médiane homolatérale, réussit néanmoins à se diriger en ligne droite vers une source lumineuse, *bien que l'axe antéro-postérieur de son corps soit dévié par rapport à la direction des rayons lumineux et que les deux yeux ne soient pas éclairés symétriquement.*

Il faut rappeler aussi la célèbre expérience de Rabaud (1949) : un Criquet est introduit dans un long tube de verre d'un diamètre un peu inférieur à sa taille. Eclairé par derrière, il essaie en vain de faire demi-tour et finit par aller vers la lumière *à reculons et de biais* par rapport à la direction des rayons lumineux (car il poursuit ses tentatives de retournement).

Chez les Insectes comme chez les Animaux inférieurs (Viaud, 1951) l'orientation axiale n'est donc qu'un aspect secondaire du phototropisme. C'est pourquoi, dans le cas de la Drosophile, nous nous bornerons à l'étude des deux points suivants :

a) Etude des mouvements de manège à point de départ visuel.

b) Précision de l'orientation axiale phototropique, dans un champ lumineux unidirectionnel sans gradient d'intensité.

A. — ETUDE DES MOUVEMENTS DE MANEGE A POINT DE DEPART VISUEL.

1° Protocole expérimental.

Dans ces expériences, nous avons utilisé des Drosophiles sauvages et des mutants *eyeless*. Les observations ont été conduites d'une part sur des Insectes éborgnés ou naturellement borgnes, d'autre part sur des animaux privés de l'usage de deux de leurs ocelles frontaux (dont l'ocelle médian).

Nous avons effectué le vernissage des yeux ou des ocelles sous une légère narcose à l'éther ; une laque cellulosique noire, absorbant toutes les radiations du spectre visible et du proche ultra-violet, a été appliquée sur les organes photorécepteurs à l'aide d'un crin fin. Cette délicate opération avait lieu sous la loupe binoculaire, et nous ne retenions que des Drosophiles à l'œil entièrement verni, dont ni les antennes, ni les pièces buccales, ni les pattes n'étaient engluées de laque. L'intégrité de la couche de vernis était vérifiée à la loupe binoculaire, immédiatement après chaque série d'observations.

Le comportement des Drosophiles ainsi éborgnées était observé en chambre noire, après un séjour de 30 minutes au minimum à l'obscurité complète. Nous avons adopté les conditions les plus favorables à l'occurrence de mouvements de manège : lumière diffuse non-orientante, venant d'en haut et projetant un éclairement homogène, d'une intensité de 38 lux, au niveau de l'enceinte expérimentale. Cette enceinte carrée (30 cm de côté) avait pour fond un revêtement plastique blanc collé sur une table horizontale. Les parois étaient des bandes de caoutchouc mousse (1 cm d'épaisseur) sur lesquelles reposait une glace transparente percée d'un trou en son milieu. Les animaux étaient introduits individuellement dans le champ lumineux par cet orifice. Les trajets effectués étaient inscrits à la main sur la face supérieure de la glace (en évitant de porter une ombre sur l'animal en expérience) et pouvaient être relevés ensuite sur papier calque.

2° Principaux résultats obtenus.

a) *Comportement de Drosophiles éborgnées.*

Contrairement à Carpenter, qui avait opéré en lumière dirigée, nous avons observé chez tous les animaux mis en expérience des mouvements de manège parfaitement typiques (Fig. 25). Le caractère le plus remarquable de ces réactions, par ailleurs banales, c'est leur *variabilité,* qui présente différents aspects :

1° Les mouvements de manège des Drosophiles éborgnées sont variables *dans le temps,* chez un individu donné. Chez les Insectes adaptés à l'obscurité, ils sont parfois très prononcés (pivotement sur place). Après une exposition à la lumière d'une durée de quelques dizaines de secondes, ils s'atténuent notablement ; leur rayon de courbure augmente peu à peu et, au bout de quelques minutes, les animaux finissent par marcher en ligne droite, en exécutant de temps à autre de brusques pivotements de compensation vers le côté opposé au centre du manège. Ces mouvements compensateurs ont déjà été décrits par Carpenter. Leur caractère *saccadé* contraste avec la régularité des déviations vers le centre du manège.

La régulation de la locomotion chez les animaux éborgnés n'est cependant jamais complète ; car l'observation prolongée montre des rechutes soudaines, tout à fait caractéristiques. En outre, alors que les témoins (aux yeux intacts) avancent en ligne droite dans le champ lumineux et tournent de temps à autre, indifféremment, vers l'un ou l'autre côté, il en va rarement de même chez les Insectes éborgnés. Même chez des individus déjà bien adaptés à la lumière expérimentale et marchant en ligne droite, les changements de direction s'effectuent préférentiellement dans le sens du manège.

2° *Le sens des mouvements de manège* présente des variations *intra-individuelles* et *inter-individuelles.* Chez un même individu, au cours d'une

observation déterminée, le sens des mouvements de manège n'est pas toujours constant. L'animal éborgné tourne tantôt vers l'œil fonctionnel, tantôt vers l'œil laqué. Néanmoins, chez la plupart des animaux observés, il est facile de définir un *sens prédominant des mouvements de manège*. Ces variations dans le temps du sens du pivotement doivent être mises en parallèle, semble-t-il, avec le caractère polyphasique du phototropisme en lumière dirigée. Car il est de règle, chez les animaux éborgnés, que le sens des mouvements de

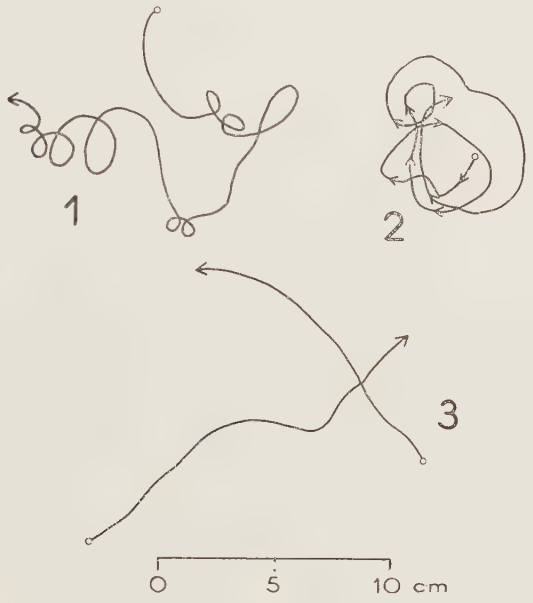

FIGURE 25. — Mouvements de manège de Drosophiles éborgnées. 1 et 2 : trajets de deux individus opérés. 3, trajets de deux témoins aux yeux composés intacts.

manège soit lié au signe du phototropisme : les animaux photopositifs tournent vers le côté de l'œil voyant, les animaux photonégatifs vers le côté éborgné. Le plus bel exemple de cette corrélation est rapporté par Rose (1929), d'après des observations de Solleaud (1921) : les larves éborgnées de la Crevette *Palaeomonetes varians,* qui sont fortement photopositives, tournent vers leur œil fonctionnel. Aussitôt après la métamorphose, les jeunes adultes sont photo-indifférents et ne présentent pas de mouvements de manège s'ils sont éborgnés. Puis s'installe un phototropisme négatif, s'accompagnant de mouvements de manège vers le côté borgne.

Chez la Drosophile, qui présente un phototropisme polyphasique, il est probable que le sens des mouvements de manège et celui du phototropisme vont de pair et que leurs variations dans le temps dépendent des mêmes

facteurs de comportement. Les preuves expérimentales en faveur de cette hypothèse seront exposées plus loin (Chapitre V).

b) *Comportement d'animaux naturellement borgnes.*

La mutation *eyeless* est une tare à manifestation variable, qui peut affecter très inégalement les deux yeux composés. Certains individus (environ 1 sur 100 dans notre élevage) n'ont qu'un seul œil, l'autre étant totalement régressé. Ces animaux borgnes présentent, après adaptation à l'obscurité complète, des mouvements de manège en tous points comparables à ceux des Drosophiles éborgnées : nous avons pu observer de telles réactions chez 30 Insectes borgnes, sur 33 mis en expérience (91 pour 100 des cas). Des témoins *eyeless,* ayant deux yeux de taille sensiblement égale, ne présentent jamais de mouvements de manège dans les mêmes conditions.

L'occurrence de mouvements de manège chez les Drosophiles naturellement borgnes confirme que c'est bien un déséquilibre des stimulations *visuelles* bilatérales qui déclenche les figures de manège et non, comme on l'a parfois avancé, une asymétrie des excitations *tactiles* en relation avec le vernissage d'un œil composé.

Ces observations présentent un certain intérêt du point de vue de la biologie générale, car elles montrent combien les processus de régulation peuvent être complexes dans le domaine du comportement. En effet, nous avons dit plus haut que les animaux éborgnés par vernissage parviennent à compenser provisoirement leurs mouvements de manège et réussissent à marcher en ligne droite au bout de quelques minutes. Par suite, il est surprenant que les Insectes borgnes de naissance soient incapables d'effectuer une régulation définitive de leurs troubles locomoteurs et que ceux-ci reparaissent chaque fois que les animaux sont exposés à la lumière après adaptation à l'obscurité complète.

c) *Comportement de Drosophiles ayant deux ocelles laqués (dont l'ocelle médian).*

Nous avons également cherché à mettre en évidence des mouvements de manège à point de départ *ocellaire.* Dans ce but, nous avons placé dans la même situation expérimentale des Drosophiles ayant deux ocelles frontaux aveuglés (dont l'ocelle médian), à l'exclusion des yeux composés et du troisième ocelle. Nous avons observé leur comportement en réponse à une lumière blanche non-directrice.

Une première série d'observations portant sur 30 animaux aux yeux composés normaux a donné des résultats peu encourageants : aucune figure de manège typique n'a pu être enregistrée ; chez 6 animaux seulement il semblait y avoir une tendance peu nette à dévier d'un côté. Mais nous avons mis ensuite en expérience 10 Insectes aux yeux *barrés,* régressés au dixième environ de leur surface normale : chez 9 d'entre eux nous avons observé des figures de manège parfaitement nettes. Ces rotations se produisaient vers le côté de l'ocelle resté libre chez 7 individus, vers le côté de l'ocelle aveuglé chez les 2 autres.

Dans les cas où l'importance structurale et fonctionnelle des yeux composés est fortement réduite, l'intervention des ocelles dans l'orientation axiale phototropique ne fait donc aucun doute. Ces résultats, qui confirment ceux d'Erwin Müller (1931) sur l'Abeille, montrent que les ocelles frontaux des Insectes ne sont pas exclusivement des organes de stimulation, comme le

pensait Bozler. Dans des conditions privilégiées, ils peuvent jouer un rôle important dans le maintien de l'orientation axiale.

Cependant, les résultats négatifs de nos observations sur les Insectes de type sauvage tendent à prouver que la fonction d'orientation des ocelles frontaux n'est qu'une potentialité normalement inexploitée, s'actualisant seulement en cas de bouleversement des corrélations oculo-ocellaires au profit des ocelles.

Quand les yeux composés sont normalement développés, ce sont avant tout ces organes qui assurent le maintien de l'orientation axiale phototropique dans un champ lumineux. Les ocelles n'exercent qu'une sorte de vicariance, d'ailleurs assez imparfaite : en effet, l'orientation axiale de Drosophiles aux yeux intacts est toujours beaucoup moins précise chez les mutants *Bar* que chez les animaux de race sauvage.

B. — PRECISION DE L'ORIENTATION AXIALE PHOTOTROPIQUE.

1° Protocole expérimental.

Ces expériences ont été effectuées avec des Drosophiles de type sauvage, dont les yeux et les ocelles étaient intacts.

L'appareillage et le mode d'enregistrement des trajets ont été décrits dans l'Introduction Générale. Toutes les mesures ont porté sur des individus isolés. Pour la mise en expérience des animaux, nous avons utilisé successivement deux procédés. L'un consistait à transférer directement l'Insecte de son tube individuel dans le champ lumineux, par un trou rond pratiqué dans la glace supérieure de l'enceinte expérimentale. Mais cette technique présente l'inconvénient de stimuler fortement le sujet par des ébranlements mécaniques, au moment même de la mise en expérience. Par la suite, nous avons introduit les animaux dans le champ lumineux par l'intermédiaire d'une petite *chambre de départ,* située au-dessous de l'appareil. Par ce moyen, nous pouvions différer à volonté la mise en expérience. Pratiquement, un séjour d'une minute dans la chambre de départ s'est avéré suffisant pour atténuer considérablement l'influence des ébranlements mécaniques.

Pour le dépouillement des trajets enregistrés, nous avons retenu les indices suivants :

— orientation finale (photopositive ou photonégative) ;

— vitesse réelle moyenne, ou quotient de la longueur du trajet (mesuré au curvimètre) par la durée totale du parcours, arrêts compris ;

— rectitude de la piste, ou quotient de l'axe rectiligne du trajet par sa longueur réelle ;

— polarisation de la piste, ou angle de sa direction générale avec celle des rayons lumineux.

Les deux derniers de ces indices sont empruntés à Richard (1950). La rectitude mesure la précision de l'orientation axiale, elle permet de savoir jusqu'à quel point l'animal « marche droit ». L'erreur de polarisation permet d'évaluer la précision de l'orientation générale de la course par rapport à la direction de la lumière parallèle.

Nous avons ainsi enregistré les parcours de 244 Drosophiles en lumières blanches d'intensités variables entre 10 et 920 lux.

Les résultats d'autres observations, faites en lumières monochromatiques d'égale énergie, seront rapportés dans la Seconde Partie de ce travail.

2° Principaux résultats obtenus.

Disons tout de suite que nous avons échoué à mettre en évidence, dans ce dispositif, des variations systématiques des différents indices énumérés ci-dessus, en fonction des éclairements utilisés. Cela tient en partie, sans doute, à la grande variabilité des résultats individuels, dont voici un exemple : à 10 lux, la vitesse réelle en sens positif est, en moyenne, de 1,90 cm/s, avec des valeurs extrêmes de 0,78 et 3,08 cm/s. A 920 lux, la moyenne est 1,69 cm/s, les valeurs extrêmes 0,61 et 3,33 cm/s. Il en va de même pour les autres éclairements et les autres indices. Nous avons donc regroupé les résultats des mesures faites aux différents éclairements, ce qui nous a permis d'en retirer un certain nombre d'indications intéressantes.

a) *Différences entre les trajets photopositifs et les trajets photonégatifs.*

Les résultats obtenus *en l'absence d'ébranlements mécaniques* sont résumés dans le Tableau VI.

Tableau VI

	Trajets photopositifs (N = 74)			Trajets photonégatifs (N = 62)		
	Vitesse (cm/s)	Rapport de Rectitude	Erreur de Polarisation (degrés)	Vitesse (cm/s)	Rapport de Rectitude	Erreur de Polarisation (degrés)
Moyennes	1,62	0,60	6,1	1,50	0,86	6,1
Ecarts-types	0,64	0,23	3,02	0,42	0,22	3,88

L'étude statistique de ces données montre que les trajets positifs et les trajets négatifs ne diffèrent de façon significative, ni par leur vitesse réelle, ni par leur polarisation. Par contre, la *précision de l'orientation axiale,* mesurée par le rapport de rectitude, est significativement plus élevée en sens négatif qu'en sens positif.

Comme l'avait vu Richard sur les Termites, rectitude et polarisation des trajets sont deux aspects indépendants du processus d'orientation, car il n'y a aucune corrélation significative entre ces deux variables : le coëfficient « r » de Pearson est égal à —0,06 pour les trajets photopositifs et à +0,12 pour les trajets photonégatifs.

Par contre, il existe une corrélation appréciable ($r = + 0{,}63$) entre la vitesse réelle et la rectitude des parcours positifs. En d'autres termes, les animaux qui marchent le plus droit vers la lumière sont aussi, *en moyenne,* ceux qui marchent le plus vite. La vitesse et la précision des trajets positifs dépendent donc en partie des mêmes facteurs de comportement. Pour les trajets négatifs, la situation est différente et les indices de vitesse et de rectitude se comportent comme deux variables indépendantes ($r = + 0{,}04$).

b) *Influence des vibrations mécaniques sur l'orientation phototropique des Drosophiles.*

Nous avons déjà fait maintes allusions au phénomène de la « sensibilisation vibratoire » du phototropisme des Drosophiles. Le moment est venu de chercher à nous en faire une idée plus précise, en comparant les résultats que nous venons de rapporter avec ceux d'expériences préliminaires, dans lesquelles les animaux étaient soumis à des ébranlements lors de leur introduction dans le champ lumineux.

Un premier point ressort très nettement de cette comparaison : la différence des *taux* respectifs *d'orientations positives et négatives* (Tableau VII). Quand les animaux sont soumis à des ébranlements mécaniques juste avant la mise en expérience, ils se montrent photopositifs dans 88 pour 100 des cas et photonégatifs dans 12 pour 100 des cas seulement. Quand ils ne subissent pas de stimulations vibratoires, ils ne sont plus positifs que dans la proportion de 44 pour 100 ; 37 pour 100 sont négatifs et 19 pour 100 peuvent être considérés comme photo-indifférents. Le calcul de la statistique χ^2, avec 2 degrés de liberté, donne une valeur de 43,4, largement significative à $P = 0{,}01$: l'hypothèse nulle, attribuant les variations des proportions observées dans les deux cas aux seules fluctuations d'échantillonnage, doit être rejetée.

Tableau VII

Mise en expérience	Effectifs des Drosophiles		
	photopositives	photonégatives	photo-indifférentes
avec ébranlements	67	9	0
sans ébranlements	74	62	32

La vitesse réelle moyenne s'élève sous l'influence des ébranlements mécaniques, passant de 1,62 à 3.73 cm/s pour les trajets photopositifs et de 1,50 à 2,47 cm/s pour les trajets négatifs. Cette augmentation est statistiquement significative dans les deux cas.

La rectitude des trajets positifs augmente significativement avec la sensibilisation vibratoire : de 0,60 à 0,87, en moyenne. Au contraire, elle diminue fortement en sens négatif, passant de 0,86 à 0,37. Par conséquent les ébranlements mécaniques améliorent l'orientation axiale en sens positif et la détériorent en sens négatif.

La polarisation des trajets positifs n'est pas affectée par l'action de vibrations mécaniques : l'erreur moyenne de polarisation passe de 6,1 à 7,6°, mais cette variation n'est pas statistiquement significative. En revanche, la *polarisation des trajets photonégatifs* est fortement perturbée par les stimuli vibratoires, l'erreur de polarisation moyenne passant de 7,9 à 25,0°.

En résumé, les ébranlements mécaniques augmentent considérablement

le pourcentage, la vitesse et la rectitude des trajets orientés vers la source lumineuse. Ils tendent à supprimer la photo-indifférence. Ils réduisent fortement le taux des parcours photonégatifs et la précision de leur orientation axiale et générale.

Retenons aussi que des stimuli *sans rapport nécessaire avec la photoréception* sont susceptibles de modifier profondément le phototropisme polyphasique de la Drosophile. Nous verrons par la suite toute l'importance de ce fait pour la compréhension du déterminisme intrinsèque de ce comportement.

CHAPITRE V

LES PRINCIPAUX FACTEURS DU PHOTOTROPISME DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Dans les Chapitres précédents, nous nous sommes borné à décrire aussi objectivement que possible différents aspects du phototropisme de la Drosophile et leurs variations en fonction des conditions d'éclairement. Il convient à présent de faire la synthèse des faits expérimentaux en vue d'identifier les facteurs psychologiques intrinsèques du comportement phototropique.

Nous examinerons sucessivement la question des changements de sens du tropisme puis celles de la vitesse et de la rectitude des déplacements phototropiques.

1° Le Phototropisme alternant.

A première vue, le comportement phototropique polyphasique des Drosophiles est très comparable à celui des Daphnies. C'est pourquoi nous avons choisi l'analyse de Viaud comme modèle de référence. D'après cet auteur, les mouvements périodiques des Daphnies dans un champ de lumière dirigée s'expliquent principalement par le jeu de deux facteurs de comportement. Le *signe primaire positif* désigne une tendance permanente des animaux phototropiques à se tourner et à aller vers la lumière. Si le phototropisme positif ne se prolonge pas indéfiniment, s'il est entrecoupé de phases négatives, cela dépend d'un facteur limitant, la *capacité photopathique*, pouvoir individuellement variable de supporter une lumière d'intensité déterminée pendant un temps plus ou moins long.

Selon Viaud, le signe primaire positif exprime une propriété fondamentale des organismes, leur *polarité réactionnelle*, qui les inciterait à se placer dans le champ d'un agent physique ou chimique dans la position du *maximum d'excitation* (c'est-à-dire l'avant du corps tourné vers la source lumineuse, dans le cas du phototropisme). La réponse photonégative serait une réaction secondaire de fuite devant un excitant devenu « gênant » ou « insupportable » ; par cette réaction, conforme à la loi psychologique de *l'intérêt*, les animaux tendraient à se soustraire à l'action d'un stimulus dirigé en adoptant la position du *minimum d'excitation*.

Ce schéma explicatif est-il intégralement valable dans le cas du phototropisme alternativement positif et négatif des Drosophiles ? L'examen détaillé des faits expérimentaux permet d'en douter. Pour étayer le concept hypothétique de capacité photopathique, Viaud a montré que, chez les Daphnies, la fréquence des alternances de phases augmente avec l'éclairement : les Cladocères supportent la lumière expérimentale d'autant moins longtemps qu'elle est plus intense, et la durée moyenne des phases photonégatives varie en raison inverse de celle des phases photopositives. Comme nous l'avons vu au Chapitre II, la situation est toute différente dans le cas des Drosophiles : la fréquence des changements de sens des trajets augmente avec l'intensité lumineuse entre 10 et 1.000 lux, environ, *mais décroît fortement au-delà*. D'autre part, la durée moyenne des trajets orientés vers la lumière et celle des trajets en sens opposé *varient parallèlement en fonction de l'éclairement :* dans les deux sortes de trajets, on peut mettre en évidence un minimum pour un éclairement de l'ordre du millier de lux (voir la Fig. 15). L'interprétation de Viaud n'est donc pas suffisante dans le cas du phototropisme alternant de la Drosophile : l'existence d'un point critique (maximum ou minimum) dans les variations que nous venons de rappeler indique, en tout cas, que les phénomènes doivent être plus compliqués que chez les Daphnies.

La première idée qui vient à l'esprit est la suivante : parmi les Arthropodes, les Daphnies sont des organismes relativement peu élevés en organisation, d'un niveau en tout cas bien inférieur à celui des Diptères. Corrélativement, la variabilité de leur comportement est assez restreinte ; placées dans un champ de lumière dirigée, les Daphnies manifestent un phototropisme que l'on pourrait appeler *intégral,* car il accapare entièrement leur activité du moment.

Au contraire, les Drosophiles sont des Arthropodes supérieurs, dont le système nerveux présente une organisation extrêmement complexe (Power, 1943, 1948). Ces propriétés anatomiques vont de pair avec une grande différenciation des conduites et avec la prééminence d'activités endogènes. Nous avons déjà signalé (Chapitre III) que les éléments caractéristiques de la parade sexuelle des mâles interfèrent avec le phototropisme polyphasique. Mais dans nos expériences, il semble même que la simple activité locomotrice ne soit pas entièrement liée au phototropisme. Nous avons noté combien les trajets des Drosophiles sont « capricieux » quand la lumière expérimentale est peu excitante (lumière blanche faible, lumière rouge). L'étude statistique de la répartition des amplitudes des parcours révèle une bimodalité extrême (Fig. 16 et 17, Chapitre II). Or si l'expérience des deux lumières opposées (Chapitre I) ne laisse subsister aucun doute quant à la nature authentiquement phototropique des parcours de grande amplitude, les courts trajets doivent être considérés, à notre avis, comme des manifestations de *la tendance exploratrice,* dont le rôle chez les Insectes a été bien mis en évidence par les travaux de Darchen (1955). Ce qui confirme cette interprétation, c'est notamment le fait que les petits trajets sont particulièrement fréquents aux deux extrémités du champ lumineux, où la progression phototropique (positive ou négative) devient impossible. Mais surtout, il faut retenir que *la fréquence des trajets courts diminue très considérablement quand le pouvoir excitant de la lumière expérimentale augmente* (Fig. 16 et 17). Au contraire, la fréquence des longs parcours s'élève dans les mêmes conditions.

Tout se passe comme si l'activité locomotrice des Drosophiles dans le champ lumineux cylindrique dépendait de deux tendances complémentaires, l'une spécifiquement liée au phototropisme et croissant avec son stimulus

adéquat, l'autre donnant lieu à une activité locomotrice « de remplissage » qui peut être décrite provisoirement comme un comportement d'exploration.

Bien entendu l'assimilation des longs parcours au phototropisme et des trajets courts à l'exploration est forcément schématique. Car il existe une proportion non négligeable de parcours de longueur intermédiaire, dont la nature est problématique. De plus, on ne peut exclure que certains trajets soient phototropiques pour une part et ressortissent pour le reste au comportement explorateur. Cependant nous pouvons considérer en première approche que les déplacements des Drosophiles dans le champ lumineux consistent en un mélange de parcours phototropiques positifs et négatifs et de trajets d'exploration, lesquels sont *en moyenne* de beaucoup plus faible amplitude. Si l'intensité lumineuse est faible, la tendance exploratrice est manifeste. Mais au fur et à mesure que l'éclairement augmente, le phototropisme polyphasique tend à accaparer entièrement l'activité des Insectes.

Les allées et venues authentiquement phototropiques s'expliquent alors à l'aide de deux facteurs : la *tendance photopositive primaire* et la *capacité photopathique*.

a) *La tendance photopositive primaire* est une notion qui s'apparente étroitement à celle du « signe primaire positif » de Viaud. C'est-à-dire qu'il s'agit d'une tendance permanente de l'organisme phototropique à se tourner et à aller vers la lumière. Mais — à la différence du signe primaire positif — nous pensons qu'il y a lieu de la considérer comme une grandeur variable en fonction de l'intensité (ou du pouvoir excitant) du stimulus photique, afin de tenir compte des interférences qui se produisent, chez la Drosophile, entre le phototropisme et diverses activités, en particulier le comportement explorateur. D'après ce que nous avons dit plus haut, la «*force* » de la tendance photopositive primaire peut être évaluée par le rapport du nombre moyen de parcours de grande amplitude (supérieurs à 90 cm, par exemple) au nombre de parcours de faible amplitude (inférieurs à 10 cm).

En lumière blanche, les valeurs de ce rapport varient de 0,14 pour un éclairement de 9 lux à 0,48 pour un éclairement de 31.000 lux.

En lumières monochromatiques visibles, la valeur de ce rapport augmente aussi avec l'énergie pour une longueur d'onde donnée : par exemple, pour la radiation de 490 mμ de longueur d'onde, la « force » de la tendance photopositive primaire varie de 0,21 (pour 18 ergs/s/cm^2) à 0,79 (pour 800 ergs/s/cm^2) ; il en va de même pour les radiations appartenant à toutes les régions du spectre visible.

Dans le cas de lumières monochromatiques d'égale énergie et de longueurs d'onde différentes, le rapport qui mesure la « force » de la tendance photopositive primaire passe par un maximum pour le bleu de 490 mμ de longueur d'onde ; la décroissance est assez faible vers le violet, beaucoup plus prononcée du côté de l'orangé-rouge (Fig. 26).

Deux conclusions principales se dégagent de ces faits expérimentaux :

1° Plus la lumière expérimentale est intense, plus la tendance photopositive primaire est forte et moins la tendance exploratrice (qui pourrait être évaluée par le rapport inverse) est apparente.

2° Dans le spectre visible, les radiations bleues de 490 mμ sont les plus efficaces. Plusieurs auteurs ont déjà signalé le pouvoir réactogène élevé de la lumière bleue pour le phototropisme des Insectes : Gross (1913), Bertholf (1933) et Brown et Hall (1936) à propos de la Drosophile ; Chauvin (1941) pour le Phasme et divers Tettigonides ; Richard (1950) pour le Termite à cou jaune ; Goustard (1955) pour la Blatte germanique.

Il convient, à présent, de revenir sur le caractère de *variabilité* de la ten-

dance photopositive primaire, dont la signification n'est pas évidente. En effet, si l'on a souvent démontré expérimentalement des variations de « l'intensité » des réponses tropistiques en fonction de l'intensité de l'agent externe qui les déclenche et les entretient, jamais, à notre connaissance, la

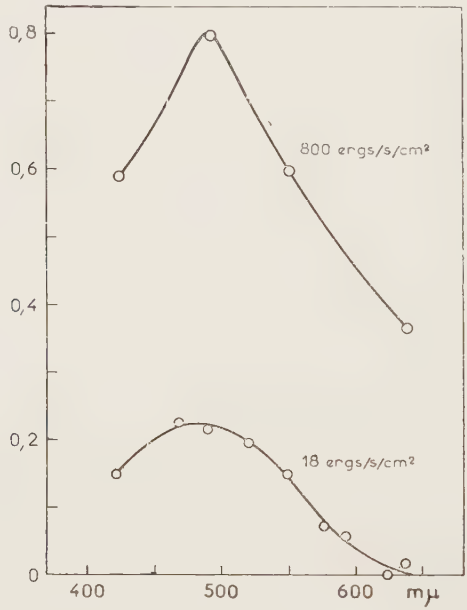

FIGURE 26. — Variations du rapport mesurant la « force » de la tendance photopositive primaire *(ordonnées)*, en fonction de la longueur d'onde de radiations monochromatiques iso-énergétiques *(abcisses)*. Paramètre : énergie du flux lumineux monochromatique.

« contrainte » exercée par la lumière sur l'organisme phototropique n'a été envisagée comme un facteur variable : ou bien le stimulus lumineux attire (ou repousse) les Animaux, ou bien il n'influence nullement leur orientation, telle est la thèse courante. Cette thèse est implicite dans l'analyse, proposée par Viaud, du phototropisme alternant de *Daphnia pulex* : chez ce Cladocère, l'impulsion photocinétique (mesurée par la vitesse de locomotion) est plus ou moins forte selon que le stimulus est plus ou moins intense, mais les déplacements des Daphnies paraissent toujours dépendre étroitement de l'action orientante de la lumière, quelle qu'en soit l'intensité (au-dessus d'un certain seuil absolu, bien entendu).

Au contraire, la notion de tendance photopositive primaire *variable* exprime une liaison *plus ou moins étroite* entre le comportement des animaux et le stimulus lumineux, suivant l'intensité de celui-ci. Ainsi, les Drosophiles soumises à l'influence de la lumière seraient « plus ou moins contraintes » à s'orienter en tenant compte de ce stimulus. Ou, si l'on préfère, le phototropisme de ces Insectes ne serait pas un « mouvement forcé », au sens loebien du terme, mais « un *mouvement plus ou moins forcé* » *selon que l'excitant lumineux est plus ou moins intense*. Nous retrouvons ici les notions déjà

formulées de « phototropisme intégral » dans le cas des Daphnies, et d'un phototropisme mêlé de comportement explorateur dans le cas des Drosophiles.

Par suite, il y aurait lieu d'amender, de ce point de vue, la notion de « mouvements forcés », due à J. Lœb. Assurément ce concept demeure valable pour l'étude des tropismes des Animaux inférieurs ; mais, sitôt que le degré de la différenciation et de l'intégration nerveuses le permet, la variabilité des comportements tropistiques se développe (ce qui n'est d'ailleurs nullement fait pour en faciliter l'analyse).

Cette question de la variabilité des tropismes n'a guère été étudiée de façon systématique jusqu'à maintenant. Seul Darchen (1951) signale que le géotropisme de la Blatte germanique interfère normalement avec une activité exploratrice intense.

Pour le moment, il nous est difficile d'émettre une hypothèse précise sur les fondements physiologiques de la tendance photopositive primaire. Comme nous l'avons dit, le niveau de cette tendance dépend d'une part des conditions d'éclairement, d'autre part de stimuli sans rapport immédiat avec la photoréception, tels que des ébranlements mécaniques qui sensibilisent le phototropisme positif. Des faits comparables sont rapportés par Ehrlich (1943) dans une étude sur le phototropisme de la Blatte *Periplaneta americana*. En dehors du stimulus adéquat (la lumière), les agents externes les plus divers modifient l'attraction phototropique : des stimuli mécaniques, thermiques, chimiques, des courants d'air. Ils ont tous pour effet *d'augmenter le pourcentage des orientations photopositives*. De même pour certaines actions accomplies par les Blattes, juste avant leur mise en expérience dans le champ lumineux : par exemple, tomber d'une certaine hauteur ou se retourner du dos sur le ventre. Ainsi la tendance photopositive primaire, chez les Drosophiles comme chez les Blattes, paraît dépendre étroitement, non seulement des modalités de la stimulation photique, mais également *du niveau de l'excitation générale*. Nous reviendrons dans la Seconde Partie sur ces phénomènes de sensibilisation et leurs conditions physiologiques.

b) *La capacité photopathique.*

Dans le phototropisme de la Drosophile comme dans celui de la Daphnie, l'existence du facteur de capacité photopathique est tout d'abord attestée par le phénomène de l'adaptation graduelle à la lumière (Chapitre II, Fig. 12 et 13). Ce processus physiologique se traduit dans le comportement des Animaux présentant un phototropisme alternant, par un allongement progressif de la durée et de l'amplitude des parcours photopositifs, au fur et à mesure que l'exposition à la lumière expérimentale se prolonge. Tout se passe comme si le sujet d'expérience, préalablement adapté à l'obscurité complète, devenait de plus en plus capable de supporter l'action de l'éclairement expérimental, bref comme si sa capacité photopathique augmentait. Nous avons pourtant signalé que ce phénomène typique ne s'observe chez les Drosophiles que dans des éclairements relativement faibles (inférieurs à une centaine de lux) ; quand la lumière expérimentale est plus intense, les manifestations du processus d'adaptation à la lumière sont différentes ; la plus frappante étant une photo-inhibition initiale (période latente de la locomotion).

Quand les Drosophiles sont complètement adaptées à la lumière, leur phototropisme demeure cependant polyphasique. L'alternance des trajets orientés vers la source lumineuse et en sens opposé peut s'expliquer en faisant appel à l'influence conjointe de la tendance photopositive primaire, qui pousse les animaux vers la lumière, et de la capacité photopathique qui les incite à s'en détourner au bout d'un certain temps. Ce temps dépend

avant tout de l'état d'adaptation des photorécepteurs et des conditions d'éclairement. La durée moyenne des phases positives dans l'état d'adaptation complète à la lumière peut varier beaucoup d'un individu à l'autre.

La capacité photopathique des Drosophiles peut être évaluée à l'aide de deux indices concordants, tirés l'un de l'étude quantitative des parcours individuels, l'autre des résultats des expériences portant sur des groupes (capacité photopathique *moyenne*). Le premier de ces indices est la quantité 1/F, F étant la fréquence des allées et venues d'amplitude supérieure à 90 cm, c'est-à-dire des trajets dont la nature tropistique ne fait aucun doute. Les variations de 1/F en fonction du logarithme de l'éclairement rendent compte de la manière dont les Insectes supportent la lumière : si l'éclairement est faible, on peut s'attendre à les voir se cantonner du côté de la source lumineuse, exécutant peu de trajets photonégatifs de grande amplitude. Quand l'éclairement augmente, les allées et venues d'un bout à l'autre du tube doivent se faire plus fréquentes et 1/F doit diminuer. L'expérience répond parfaitement à ces prévisions (Fig. 27).

Parmi les lumières monochromatiques, ce sont, à égalité d'énergie, les radiations bleues de 490 mμ qui sont le moins bien supportées par les Drosophiles. Leur capacité photopathique croît inégalement vers les deux extrémités du spectre visible, bien davantage vers le jaune-orangé-rouge que vers le violet. Quand on augmente l'énergie lumineuse (de 18 à 800 ergs/s/cm²), la capacité photopathique diminue dans toutes les régions du spectre ; mais, tandis que cette diminution est faible pour les lumières très réfrangibles (violet et bleu), elle est plus nette dans le vert et très importante dans le rouge, qui demeure pourtant la lumière la mieux tolérée (Fig. 28).

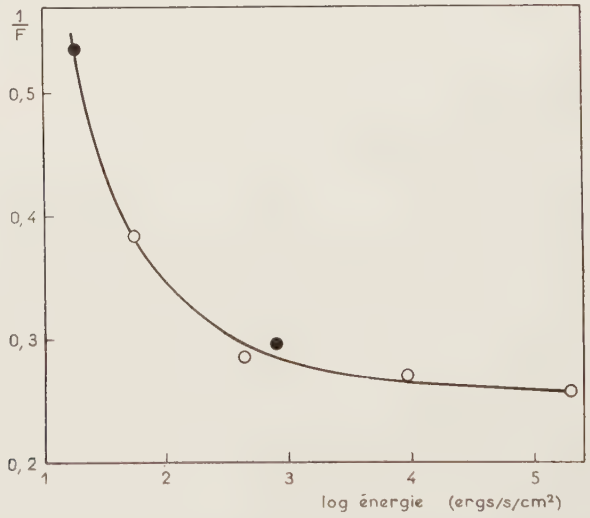

FIGURE 27. — Variations de la capacité photopathique individuelle *(ordonnées)*, en fonction du log de l'énergie lumineuse *(abcisses)*. Chaque point blanc correspond à la moyenne de 10 mesures individuelles en lumière blanche ; chaque point noir, à la moyenne de 40 mesures en lumières monochromatiques (10 pour chacun des λ 421, 490, 548 et 635 mμ).

En ce qui concerne les expériences portant sur des groupes, l'examen des Figures 23 et 24 (courbes B et C) suggère que la différence entre l'indice de recrutement positif R_p et l'indice de recrutement négatif R_n est un bon moyen d'évaluer la capacité photopathique moyenne : si le pourcentage des

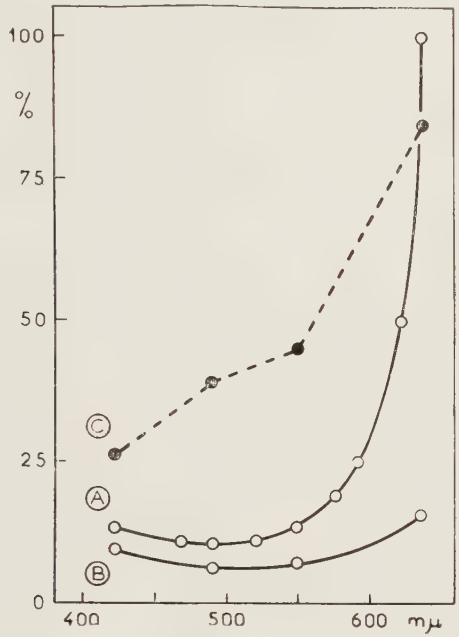

FIGURE 28. — Variations de la capacité photopathique individuelle *(ordonnées)*, en fonction de la longueur d'onde de lumières monochromatiques d'égale énergie *(abcisses)*. La capacité photopathique, mesurée par 1/F (voir le texte), est exprimée ici en pourcentage de la valeur la plus élevée (à 635 mμ, 18 ergs/s/cm²). *Courbe A:* 18 ergs/s/cm². *Courbe B:* 800 ergs/s/cm².
La *courbe C* représente la décroissance relative de la capacité photopathique entre 18 et 800 ergs/s/cm² *(ordonnées)* en fonction de la longueur d'onde de la lumière *(abcisses)*. Cette décroissance est exprimée en pourcentage des valeurs observées à 18 ergs/s/cm².

animaux rassemblés du côté de la source lumineuse est supérieur à celui des animaux se trouvant à l'autre extrémité du tube, c'est l'indice d'une forte capacité photopathique ; au contraire, celle-ci peut être considérée comme peu élevée si la proportion des animaux photonégatifs l'emporte finalement sur celle des animaux photopositifs. Les courbes de variation de $(R_p - R_n)$ en fonction des conditions d'éclairement sont représentées dans la Figure 29. En lumière blanche, on assiste à une décroissance continue de l'indice de capacité photopathique moyenne entre 0,04 et 20.000 lux. En lumières monochromatiques, la courbe de variation de $(R_p - R_n)$ entre le rouge

extrême de 690 mμ de longueur d'onde et l'ultra-violet de Wood (366 mμ) présente un minimum très accusé pour les radiations bleues de 490 mμ.

Par conséquent, l'indice individuel 1/F et l'indice statistique ($R_p - R_n$) nous renseignent de façon concordante sur les variations de la capacité photopathique des Drosophiles en fonction des diverses conditions d'éclairement : les lumières blanches sont d'autant plus tolérables que leur intensité est plus faible, les lumières monochromatiques d'égale énergie, d'autant plus qu'elles s'écartent davantage du bleu de 490 mμ de longueur d'onde. Comme cette radiation est celle qui stimule au maximum le phototropisme positif, nous pouvons conclure plus généralement que *la capacité photopathique décroît quand le pouvoir excitant de la lumière augmente,* quelle que soit sa composition spectrale.

D'autre part, la concordance des indices tirés des expériences individuelles et des expériences portant sur des groupes vérifie une des conclusions du Chapitre III : *il n'y a pas d'effet de groupe spécifiquement lié au phototropisme chez la Drosophile.*

L'existence dans les réactions à la lumière de la Drosophile d'un facteur limitant le phototropisme positif peut être établie également par une méthode expérimentale toute différente. Celle-ci se fonde sur l'emploi d'un appareil à choix lumineux à deux compartiments, dont l'un est fortement éclairé (5 000 lux) et l'autre obscur (1).

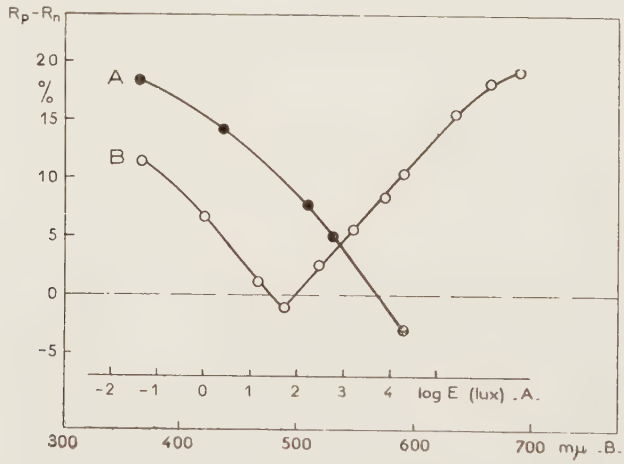

FIGURE 29. — Variations de la capacité photopathique moyenne des groupes dans le tube de Viaud, évaluée par la différence des recrutements positif et négatif *(ordonnées),* en fonction du log de l'éclairement en lumière blanche *(abcisses, courbe A)* et de la longueur d'onde des radiations monochromatiques *(abcisses, courbe B).*

Les résultats obtenus seront exposés en détail dans la Seconde Partie. L'un d'entre eux, pourtant, peut être mentionné dès à présent car il est

(1) Cet appareil est décrit en détail au début de ce mémoire, au chapitre des « Méthodes et Techniques ».

absolument général : quand un lot de Drosophiles est introduit dans la boîte à choix, à la limite des deux compartiments, les individus se répartissent entre la plage éclairée et la plage obscure *en fonction de leur capacité photopathique momentanée*. En dénombrant à plusieurs reprises, au cours d'une épreuve de 30 minutes, les Insectes qui se trouvent dans chaque compartiment, on constate en effet que leur répartition n'évolue pas fortuitement, mais que la plage éclairée se dépeuple graduellement au profit de la plage obscure. Ce phénomène se traduit quantitativement par un *décrément de l'effectif de la plage éclairée en fonction logarithmique du temps* (Fig. 30). Dans certains cas extrêmes, la quasi-totalité de l'échantillon expérimental vient même se rassembler dans le compartiment obscur en moins d'une demi-heure. Ce comportement exprime évidemment une tendance générale des Drosophiles à se soustraire à la lumière forte au bout d'un certain temps, individuellement variable, sous l'influence d'un facteur de comportement limitant le phototropisme positif.

L'intervention de la capacité photopathique dans le phototropisme de la Drosophile est donc un fait d'expérience incontestable. En effet elle peut

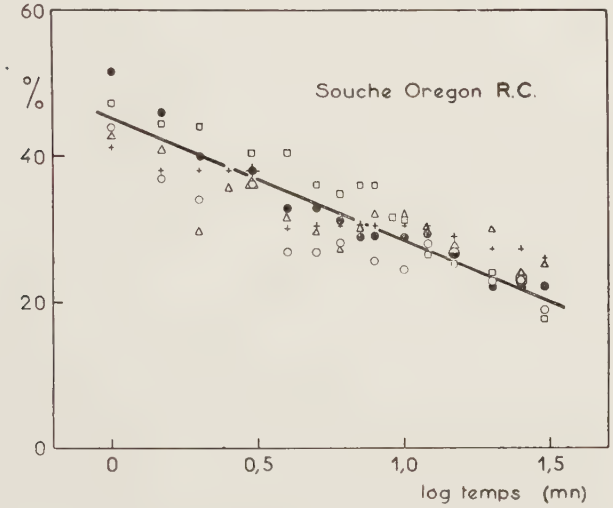

FIGURE 30. — Comportement de Drosophiles en groupe dans l'appareil à choix lumineux. Evolution du pourcentage des animaux se trouvant sur la plage éclairée *(ordonnées)* en fonction du log du temps *(abcisses)*. Résultats de 5 expériences portant sur des lots différents de la même souche sauvage.

être décelée dans les conditions expérimentales les plus diverses : sur des animaux isolés et sur des animaux groupés ; en lumière dirigée et en lumière diffuse. Dans tous les cas, les réactions des Insectes sont influencées par la manière dont ils tolèrent les conditions d'éclairement qui leur sont offertes.

La signification et l'importance de ces faits pour la théorie des tropismes seront discutées dans les conclusions générales.

Le jeu de la tendance photopositive primaire et de la capacité photopathique permet aussi d'expliquer *les changements de sens des mouvements de manège à point de départ visuel* chez les Drosophiles éborgnées. Nous avons vu, au chapitre IV, que les Animaux photopositifs présentent généralement des mouvements de manège dirigés vers le côté de leur œil fonctionnel, et les Animaux photonégatifs des mouvements de manège vers le côté borgne Quant aux Drosophiles, dont le phototropisme est normalement polyphasique, elles présentent souvent des alternances dans le sens de leurs mouvements de manège.

On peut donc conclure, avec une très haute probabilité, à l'identité des facteurs qui règlent les changements de sens du phototropisme et ceux des mouvements de manège à point de départ visuel. Deux preuves expérimentales peuvent être citées à l'appui de cette conclusion :

1° Dans nos premières observations sur le *sens prédominant* des mouvements de manège (chapitre IV), nous n'avons pas pris de précautions spéciales pour éviter d'infliger des secousses ou des ébranlements mécaniques aux Drosophiles éborgnées, au moment de leur introduction dans l'enceinte expérimentale éclairée. Dans ces conditions, nous avons remarqué que le *sens initial* des mouvements de manège était presque toujours dirigé vers l'œil fonctionnel, ou de type photopositif, même chez les individus présentant ultérieurement des figures de manège orientées de façon prédominante vers le côté borgne, donc de type photonégatif.

Pour reconnaître si l'orientation positive initiale des mouvements de manège était due aux excitations mécaniques contemporaines de la mise en expérience, nous avons pris soin, par la suite, de réduire chocs et secousses au minimum. Dans ces conditions, le sens initial des mouvements de manège est quelconque.

L'orientation positive dans le phototropisme et l'orientation vers l'œil fonctionnel, dans les mouvements de manège, sont donc facilitées, l'une et l'autre, par des excitations mécaniques qui renforcent indirectement la *tendance photopositive primaire* en élevant le niveau de l'excitabilité et de la réactivité générales.

2° En étudiant comparativement les mouvements de manège à point de départ visuel chez des Drosophiles éborgnées (type sauvage et divers mutants), nous avons constaté qu'il existe des *différences raciales* très nettes dans le sens prédominant du manège. Les données du Tableau VIII (colonnes 1 à 6) montrent sans ambiguïté, malgré le faible nombre des observations, que les mouvements de manège de type « photopositif prédominant » l'emportent sur ceux de type « photonégatif prédominant » chez les *wild*, les *Bar* et les *ebony*. Dans la souche *white*, les deux types de manège semblent se répartir à peu près également entre les individus examinés. Enfin, chez les Drosophiles aux ailes vestigiales, le sens prédominant est de type photonégatif dans la majorité des cas. (1)

En supposant que les animaux doués d'une forte capacité photopathique décrivent des mouvements de manège dirigés de façon prédominante vers le côté de l'œil intact, et ceux qui ont une faible capacité photopathique vers le côté éborgné, il semble, d'après les observations consignées dans le Ta-

(1) Le calcul de la statistique χ^2 montre que l'hypothèse de l'homogénéité des données dans les différentes souches ne peut être retenue. En prenant en considération les 5 souches étudiées et les deux sens prédominants du manège, on trouve en effet $\chi^2 = 45{,}5$, valeur très largement significative au seuil de $P = 0{,}01$.

bleau VIII, que la capacité photopathique soit plus élevée, en moyenne, chez les *wild* et les mutants *Bar* et *ebony* que chez les mutants *white* et surtout *vestigial*. Cette déduction est vérifiée grâce à des mesures de la capacité photopathique moyenne des différents phénotypes, effectuées par la méthode de l'appareil à choix lumineux que nous avons décrite plus haut.

Tableau VIII

Désignation des souches	Caractères morphologiques différentiels	Nombre total d'observations	Sens prédominant des mouvements de manège			Indice de capacité photopathique moyenne des souches
			vers l'œil intact	vers l'œil laqué	pas de prédominance	
wild	type sauvage	28	21	5	2	30,4 ± 1,6
Bar	œil barré, fortement régressé	18	16	2	—	68,7 ± 2,5
white	œil totalement dépigmenté	17	9	7	1	29,1 ± 2,4
ebony	corps très pigmenté	12	10	2	—	89,6 ± 1,5
vestigial	ailes fortement régressées	30	2	26	2	18,1 ± 1,4

Pour chaque souche étudiée, la capacité photopathique moyenne a été évaluée par le pourcentage moyen des Drosophiles demeurant dans le compartiment éclairé 20 minutes après la mise en expérience. Chacun de ces pourcentages est calculé à partir d'un effectif total variant entre 336 et 814, suivant les souches. Dans tous les cas, les Insectes sont mis en expérience par lots d'une cinquantaine. Les résultats de ces mesures sont indiqués dans la dernière colonne du Tableau VIII. Dans leur ensemble, ils vérifient l'hypothèse formulée plus haut: le sens prédominant des mouvements de manège à point de départ visuel dépend de la capacité photopathique. Les Insectes qui supportent bien la lumière décrivent des mouvements de manège vers le côté de l'œil fonctionnel; ceux dont la capacité photopathique est faible pivotent généralement en sens inverse. Une telle corrélation est particulièrement évidente pour les mutants *Bar, ebony* et *vestigial*.

Cette manière de voir est encore confirmée par l'expérience suivante: comme Mc Ewen l'avait signalé en 1918, les Drosophiles dont on rogne les ailes ont tendance à se comporter comme les mutants *vestigial*, c'est-à-dire photonégativement. En désailant des mutants *Bar* et *ebony* éborgnés, nous avons constaté qu'ils inversent, en général, leurs mouvements de manège et se comportent comme des *vestigial* éborgnés. Sur 23 Insectes désailés, 18 ont exécuté des mouvements de manège *vers l'œil laqué*, 4 seulement en sens inverse (un individu tournant, sans prédominance nette, alternativement dans l'un et l'autre sens).

Il existe donc une relation étroite entre la capacité photopathique et le sens prédominant des mouvements de manège à point de départ visuel:

l'ablation des ailes, qui entraîne (par un processus d'ailleurs inconnu) une forte diminution de la capacité photopathique et du phototropisme positif, inverse le sens prédominant du manège chez la plupart des animaux opérés : ceux-ci, qui appartiennent pourtant à des souches mutantes supportant bien la lumière, se comportent typiquement, une fois désailés, comme des animaux photonégatifs.

A la faveur de ces observations, les mouvements de manège à point de départ visuel apparaissent comme des réactions étroitement apparentées au phototropisme. En effet, ils présentent chez la Drosophile des changements de sens remarquables, commandés par l'action conjointe des deux facteurs qui règlent le phototropisme polyphasique : la tendance photopositive primaire et la capacité photopathique.

*
* *

On peut se demander quels sont les fondements physiologiques de la capacité photopathique.

Viaud (1938) admettait à propos des Daphnies que la capacité photopathique d'un individu dépend, à tout moment, du rapport entre la concentration initiale des substances photolabiles contenues dans les cellules visuelles primaires et la concentration des produits de la dégradation de ces substances sous l'influence de la lumière (hypothèse de S. Hecht sur la photochimie de la vision). Chez les Daphnies, le renversement du sens du phototropisme serait lié à deux valeurs critiques de ce rapport. La plus basse de ces valeurs étant atteinte, les animaux se détourneraient de la source lumineuse et présenteraient un comportement photonégatif jusqu'à ce qu'une certaine resynthèse du pigment photolabile se soit opérée, permettant la reprise des trajets photopositifs.

Cette conception entièrement « périphériste » des bases physiologiques de la capacité photopathique est-elle valable pour le cas de la Drosophile ?

Il est de fait que les Insectes de type sauvage supportent beaucoup moins bien la lumière que les mutants aux yeux composés barrés (c'est-à-dire régressés à 1/10 environ de leur surface normale), ce qui montre l'importance de certaines conditions périphériques d'excitation. Mais comment expliquer, dans le même ordre d'idées, pourquoi les Drosophiles aux ailes vestigiales, ou même les individus désailés, ont une capacité photopathique anormalement basse ?

Il est également vrai que les manifestations comportementales du processus d'adaptation à la lumière, traduisant l'augmentation graduelle de la capacité photopathique, sont pratiquement les mêmes chez les Daphnies et chez les Drosophiles. Mais pourquoi, chez celles-ci, ces manifestations disparaissent-elles paradoxalement quand l'éclairement dépasse une centaine de lux ?

Nous nous bornerons à poser ces questions, sans prétendre y répondre dans cette étude. Au reste, la Drosophile n'est pas un matériel de choix pour rechercher les bases neuro-sensorielles de la capacité photopathique. Sa taille minuscule la rend impropre aux interventions fines et aux études électro-rétinographiques et nous avons vu, par ailleurs, que les interférences de la tendance exploratrice avec le phototropisme alternant compliquent singulièrement l'isolement du facteur de capacité photopathique dans cette espèce.

2° Vitesse et précision des déplacements phototropiques.

L'étude des facteurs psychologiques du phototropisme de *Drosophila* ne serait pas complète si elle se limitait à l'explication des changements de signe du tropisme. Il faut envisager également certaines modalités quantitatives des déplacements, en particulier leur vitesse et la précision de leur orientation dans le champ lumineux.

Nous avons observé dans nos expériences des variations de la *vitesse* des déplacements phototropiques sous l'influence de différents facteurs : l'intensité de la lumière expérimentale (Fig. 10) ; sa composition spectrale (lumière « blanche » ou lumières monochromatiques de diverses longueurs d'onde, Fig. 11) ; enfin le temps d'exposition à la lumière, qui conditionne l'état d'adaptation des photorécepteurs (Fig. 8 A, 8 B et 9).

Toutes ces variations s'expliquent en invoquant le jeu de deux facteurs de comportement, qui se rencontrent couramment, associés ou non, dans les réactions à la lumière d'un grand nombre d'espèces animales. Ce sont la *photocinèse* et la *photo-inhibition*.

Le terme de « photocinèse » (ou « photokinèse ») est dû à Engelmann (1883). Il désigne, très généralement, tout accroissement de la mobilité des organismes sous l'influence de la lumière, en particulier toute augmentation de l'activité locomotrice. La photo-inhibition est au contraire un phénomène de ralentissement ou même d'immobilisation complète des animaux exposés à la lumière. Il est aisé de la différencier de la simple photo-indifférence, car elle est d'autant plus accentuée que l'intensité lumineuse est plus forte.

Pour mieux comprendre comment agissent ces facteurs, revenons sur les résultats d'une de nos expériences les plus simples : celle qui a consisté à mesurer la vitesse de locomotion d'individus isolés dans l'appareil de Viaud, et à étudier les variations de la vitesse en fonction de l'intensité de la lumière blanche expérimentale (Voir Chapitre II, Fig. 10).

D'après ces données, la vitesse des trajets *photopositifs* des Drosophiles obéit à la loi de Weber-Fechner : elle augmente linéairement avec le logarithme de l'intensité du stimulus lumineux. Un tel résultat doit être souligné, car il n'a été établi que très exceptionnellement chez les Insectes ; il avait déjà été entrevu par Cole (1922) sur *Drosophila melanogaster*, mais les données numériques de cet auteur ne s'ajustent nullement à la loi théorique. A notre connaissance, les seuls exemples valables concernent les Coléoptères *Popillia japonica* (Moore et Cole, 1920) et *Leptinotarsa decemlineata* (Grison 1942).

Dans le cas de la vitesse des trajets négatifs, la loi de Weber-Fechner n'est approximativement valable, chez la Drosophile, que pour des éclairements inférieurs à quelques centaines de lux. Pour des valeurs plus élevées de l'intensité du stimulus lumineux, la relation s'inverse et la vitesse de locomotion diminue graduellement quand l'éclairement augmente.

On peut rendre compte de l'ensemble de ces résultats en faisant appel aux deux facteurs de photocinèse et de photo-inhibition que nous avons définis plus haut. La photocinèse prédomine très largement dans tous les trajets photopositifs, entre 10 et 30.000 lux. Dans le cas des trajets photonégatifs, elle l'emporte sur la photo-inhibition, jusqu'à 300 lux environ. Entre 300 et 30.000 lux, les influences qui tendent à ralentir la course des Insectes l'emportent de plus en plus nettement sur la photocinèse [1].

---

(1) Contrairement au cas de la lumière blanche, en lumières monochromatiques d'égale énergie, les variations de la vitesse photopositive et celles de la vitesse photonégative en fonction de la longueur d'onde ne se différencient pas significa-

Pourtant, il faut y insister, la photo-inhibition s'exerce déjà pour des éclairements beaucoup plus faibles : les expériences qui portent sur les animaux groupés indiquent en effet que l'indice de mobilité moyenne décroît entre 0,04 et 20.000 lux (Chapitre III, Fig. 23 D). Notons d'autre part que l'influence du facteur de photo-inhibition peut être détectée même dans les trajets positifs : nous avons montré en effet que la durée des arrêts qui entrecoupent la locomotion augmente rapidement avec l'intensité lumineuse, quelle que soit l'orientation phototropique des sujets (Chapitre II, Fig. 19). En sorte que la loi de Weber-Fechner, dans le cas de la vitesse des trajets photopositifs, n'exprime pas un phénomène simple, mais plutôt une très forte prédominance de la cinèse sur l'inhibition (surtout si l'on tient uniquement compte de la vitesse propre des trajets, à l'exclusion des temps d'arrêt). Pourquoi cette prédominance tend-elle à disparaître quand les animaux exécutent des parcours photonégatifs ? Nous reviendrons sur ce point quand nous connaîtrons mieux la physiologie des organes photorécepteurs de *Drosophila* (Chapitre IX).

Viaud (1938) avait déjà mis en évidence des différences très importantes entre la loi de variation des vitesses photopositives et celle des vitesses photonégatives chez *Daphnia :* dans le cas de ce Cladocère, la vitesse des trajets orientés vers la source lumineuse est, comme chez la Drosophile, fonction linéaire croissante du logarithme de l'éclairement. Mais la loi de Weber-Fechner n'est plus valable pour les trajets orientés en sens inverse. Les Daphnies photonégatives nagent avec une vitesse indépendante de l'éclairement, tant que celui-ci ne dépasse pas une valeur critique. Au-dessus de cette intensité, la vitesse devient soudain beaucoup plus élevée. D'après Viaud, ce changement brusque correspondrait à une modification qualitative importante du comportement photonégatif des Daphnies : elles *s'éloignent* d'une source de lumière modérée, elles *fuient* une source de lumière forte. Cette distinction psychologique serait fondée sur l'éveil d'un état affectif de motivation centrale, sous l'influence d'une lumière « trop » forte.

Aucun élément, dans les résultats de nos expériences, ne nous autorise à tirer une conclusion du même ordre à propos de la Drosophile, bien qu'il s'agisse d'un matériel biologique plus élevé en organisation et présentant, par ailleurs, un comportement phototropique plus compliqué. Nous avons vu, en effet, que les éclairements modérés accélèrent les trajets photonégatifs des Drosophiles, et que les éclairements forts les ralentissent.

La réalité de l'existence des facteurs de photocinèse et de photo-inhibition est attestée, dans nos expériences, par un bon nombre d'autres manifestations. Ainsi, la vitesse de locomotion (positive et négative) augmente avec l'énergie lumineuse pour des radiations monochromatiques appartenant à toutes les régions du spectre visible, sauf l'extrême violet (Chapitre II, Fig. 11). Autre phénomène où l'influence de la photocinèse est évidente : en lumières monochromatiques d'égale énergie, les radiations qui causent les déplacements les plus rapides sont celles du bleu de 490 mμ. Ce sont donc les radiations visibles les plus attractives — d'après nos données sur la « force » de la tendance photopositive primaire — qui causent les phénomènes photocinétiques les plus nets.

---

tivement. La raison la plus probable en est que les intensités des lumières colorées sont relativement faibles, à cause de la sélectivité des écrans-filtres utilisés : 800 ergs/s/cm² au maximum, contre 190.000 en lumière blanche. Dans ces conditions, la photocinèse doit l'emporter encore sur la photo-inhibition, en sens négatif comme en sens positif.

Les manifestations de la photo-inhibition ne sont pas moins diverses. Citons seulement, pour mémoire, l'existence d'animaux « peu mobiles », d'autant plus nombreux que le pouvoir excitant de la lumière est plus fort, ainsi que le phénomène de la « période latente » de la locomotion, qui s'observe dans les éclairements les plus intenses.

Dans le cadre de cette étude, nous devons nous borner à poser le problème des *fondements physiologiques* des facteurs de photocinèse et de photo-inhibition, sans prétendre à le résoudre, même partiellement. Il semble que le stimulus lumineux exerce sur les centres nerveux et les effecteurs musculaires des Drosophiles deux actions antagonistes, par l'intermédiaire de leurs organes photorécepteurs : une activation et une inhibition. Peut-il s'agir d'un processus unique, aboutissant à des effets opposés suivant le niveau de l'excitation photique ou, si l'on préfère, selon la dose d'énergie lumineuse absorbée par l'organisme ? Cette supposition semble n'avoir pour seul mérite que sa simplicité ; car, ainsi que nous l'avons vu, il est possible de déceler la photo-inhibition dans le comportement phototropique de la Drosophile, même pour de très faibles intensités lumineuses. L'activation et l'inhibition nerveuses responsables de la photocinèse et de la photo-inhibition sont très probablement deux processus entièrement distincts, consistant dans l'excitation élective de centres spécialisés, en suivant des voies afférentes séparées. *La photocinèse et la photo-inhibition constitueraient donc deux réglages indépendants de la vitesse des parcours phototropiques.*

Pour le moment, nous ne citerons qu'un seul argument expérimental à l'appui de cette hypothèse : l'emploi de lumières monochromatiques nous a montré (notamment dans les expériences de groupes, cf. le Chapitre III) que les phénomènes de photocinèse prédominent dans certaines longueurs d'onde (rouge et bleu surtout), tandis que dans d'autres radiations, à égalité d'énergie, la photo-inhibition est beaucoup plus accentuée (lumières vertes, violettes et ultra-violettes). Une telle dissociation semble prouver que les photorécepteurs responsables de la médiation de la cinèse et de l'inhibition ne sont pas les mêmes et qu'ils se différencient par leur sensibilité spectrale. Nous trouverons une confirmation de cette hypothèse dans la Seconde Partie de ce travail.

*
* *

L'orientation axiale n'est qu'un aspect accessoire du phototropisme de la Drosophile, comme le montrent en particulier les excellentes observations de Carpenter (1908). En effet, les Insectes photopositifs réussissent toujours à se rapprocher de la source lumineuse, même si la symétrie de leurs photorécepteurs ou celle de leur appendices locomoteurs est détruite. Le trajet décrit peut être plus ou moins direct, l'essentiel est l'attraction (ou la répulsion) phototropique finale.

Comme nous l'avons vu, la précision de l'orientation axiale de *Drosophila* dépend tout d'abord de certaines conditions périphériques : le vernissage d'un œil composé entraîne des mouvements de manège à point de départ visuel. D'autre part, dans le cas d'animaux dont tous les photorécepteurs sont fonctionnels, l'orientation axiale est beaucoup plus précise chez les individus de type sauvage que chez les mutants *Bar* dont les yeux composés et les ganglions optiques sont fortement réduits. L'importance de conditions périphériques, liées à l'intégrité des organes photorécepteurs, est donc évidente.

Mais ces conditions sont tout à fait insuffisantes pour rendre entièrement

compte des variations de la précision de l'orientation axiale. En effet, nous avons mentionné à plusieurs reprises les modifications apportées au phototropisme de la Drosophile par un facteur inattendu : les chocs et ébranlements mécaniques. Sous l'influence de ces stimuli, la précision de l'orientation axiale photopositive s'améliore, celle de l'orientation photonégative se détériore ; le recrutement des individus photopositifs augmente : il n'y a plus d'individus photo-indifférents et très peu demeurent photonégatifs (du moins avec des éclairements moyens) ; enfin, la vitesse de locomotion s'élève. Tous ces effets, et en particulier ceux qui concernent l'orientation axiale, dépendent apparemment de certaines *conditions centrales* déjà mentionnées à propos du phototropisme alternant : il semble que les excitations vibratoires, qui sont sans rapport immédiat avec la photoréception et le phototropisme, aient pour rôle de maintenir ou d'accentuer l'activité spontanée des centres nerveux et, par suite, d'élever le niveau de réactivité non-spécifique (ou de « vigilance ») de l'organisme. Lorsqu'un stimulus directeur tel qu'un faisceau de lumière orientée est perçu, les réactions de l'animal vis-à-vis de cet agent sont à la fois plus rapides et plus précises qu'en l'absence de stimuli vibratoires. En outre, les tendances réactionnelles primaires (par exemple la tendance photopositive primaire) sont renforcées ; il en résulte une augmentation du taux des orientations positives. Au contraire, l'activité non-dirigée (par exemple l'exploration) tend à diminuer et même à disparaître.

Il semble, d'après ces considérations, que la précision de l'orientation axiale phototropique dépende principalement de deux facteurs de comportement dont nous avons déjà parlé :

1° La *tendance exploratrice,* qui tend à écarter l'animal photopositif de son trajet rectiligne idéal vers la source lumineuse.

2° La *tendance photopositive primaire* qui est antagoniste de la tendance exploratrice. Elle tend à ramener l'animal dans la direction exacte de la source lumineuse.

La tendance exploratrice prédomine quand l'excitation photique est faible ou l'activité spontanée des centres nerveux peu prononcée. Dans le cas contraire, c'est la tendance photopositive primaire qui l'emporte, améliorant considérablement la précision de l'orientation axiale.

*
* *

Conclusion.

Au terme de cette analyse du comportement phototropique de *Drosophila melanogaster,* nous proposons au lecteur le graphique récapitulatif de la Figure 31. Dans ce graphique symbolique, les trois aspects principaux du phototropisme (changements de sens, vitesse et précision des parcours) sont figurés par les trois côtés d'un triangle. Les facteurs intrinsèques du comportement phototropique global, au nombre de cinq, sont représentés par des cercles désignant la tendance photopositive primaire (T.ph.p.), la tendance exploratrice (T. ex.), la capacité photopathique (C. ph.), la photocinèse (P. c.) et la photo-inhibition (P. i.). Les flèches en trait plein schématisent l'influence exercée par ces différents facteurs sur l'un ou l'autre aspect du phototropisme ; les doubles flèches en trait interrompu représentent les interactions antagonistes de certains de ces facteurs. Ainsi, la tendance photopositive primaire et la tendance exploratrice forment un couple de facteurs antagonistes. Il en va de même pour la capacité photopathique et la tendance photopositive primaire ; pour la photocinèse et la photo-inhibition.

L'analyse, due à Viaud, du phototropisme de *Daphnia pulex*, nous a servi de guide au cours de notre travail. Si nous nous référons une fois encore à cette analyse, nous pouvons à présent constater que certains des facteurs psychologiques invoqués par Viaud subsistent chez *Drosophila:* tel est le cas de la photocinèse et de la capacité photopathique. L'adjonction d'un facteur de photo-inhibition s'imposait dans notre étude; mais il se rencontre dans le phototropisme des formes animales les plus diverses: Amibes (Mast, 1931), Planaires (Walter, 1907; Viaud, 1950), Termites (Richard, 1950), etc... et il n'est pas inattendu chez les Drosophiles.

Par contre, l'amendement de la notion de « signe primaire positif » invariable (remplacée par celle de la « tendance photopositive primaire » variable) et l'introduction de la tendance exploratrice représentent des nouveautés importantes. Car ces notions impliquent une complication du psychisme, très probablement liée au perfectionnement morphologique et fonc-

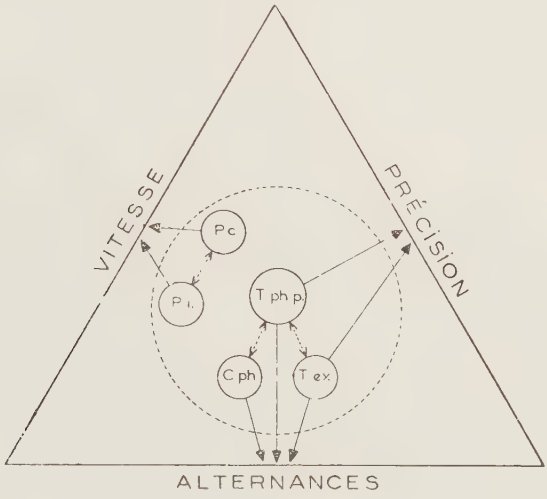

FIGURE 31. — Aspects principaux et facteurs intrinsèques du phototropisme de *Drosophila melanogaster. Voir le texte.*

tionnel du système nerveux central. Tandis que des Crustacés inférieurs, tels que les Daphnies, sont le jouet des stimuli de l'environnement externe (en particulier la lumière), qui accaparent entièrement leur activité, il n'en va pas de même pour des Insectes supérieurs comme les Drosophiles. En présence du stimulus lumineux, leur activité se distribue entre le phototropisme proprement dit et d'autres actions, d'origine principalement endogène, dont la plus évidente (dans les conditions de nos expériences) est l'exploration du milieu ambiant. Il est vraisemblable que cette variabilité du comportement est liée à l'existence d'une activité spontanée des centres nerveux, bien mise en évidence chez les Insectes par les travaux de Roeder (1953). Pourtant, ainsi que nous l'avons vu, le phototropisme peut être exclusif de toute autre activité, même chez la Drosophile; mais seulement dans le cas où le niveau d'excitation centrale est très fortement élevé sous l'action d'afférences parti-

culièrement efficaces (stimulations photiques ou vibratoires très intenses). Dans ces conditions, le comportement explorateur, qui est lié à un niveau peu élevé de l'excitation centrale non-spécifique, disparaît complètement au profit du phototropisme, qui peut alors être dit « intégral ».

La « loi du maximum d'excitation » (Viaud) d'après laquelle les organismes phototropiques présentent une tendance permanente à rechercher la position dans laquelle ils sont excités au maximum par la lumière, ne s'applique rigoureusement à la Drosophile que dans le cas particulier du comportement intégralement phototropique, *c'est-à-dire dans les situations extrêmes où l'animal cesse d'agir et se borne à réagir.*

Enfin, tandis que Viaud considère la précision de l'orientation axiale comme l'un des *facteurs explicatifs* du phototropisme, nous préférons l'envisager seulement comme un des *aspects descriptifs* de ce comportement. Dans le cas de la Drosophile, cette manière de voir est avantageuse du point de vue de « l'économie de la pensée ». Car on peut invoquer les mêmes facteurs de comportement pour expliquer les modalités de l'orientation axiale phototropique et les changements de signe du tropisme : la tendance photopositive primaire et la tendance exploratrice.

En terminant cette analyse du comportement phototropique de *Drosophila,* soulignons encore que les facteurs psychologiques qui s'en dégagent sont des *entités inférées* à partir d'un ensemble complexe d'observations et de relations expérimentales, et non des processus susceptibles d'être atteints et mesurés directement. A cet égard, le cas de la capacité photopathique est exemplaire : ce facteur, qui limite la durée des périodes de phototropisme positif, influence les déplacements individuels et les déplacements en groupe dans un champ de lumière dirigée, la répartition entre une plage d'ombre et une zone de lumière diffuse intense, le sens des mouvements de manège à point de départ visuel. Dans chacune de ces situations expérimentales si diverses, nous avons été amené à *évaluer* la capacité photopathique par un indice différent. Tous les indices utilisés présentent entre eux des corrélations évidentes mais on ne peut prétendre à ce qu'aucun d'entre eux *mesure,* en toute rigueur, la grandeur du facteur de capacité photopathique. Si, par la suite, nous parlons de mesurer la capacité photopathique moyenne d'un lot d'animaux, ce ne sera que par approximation et par abréviation. Ce que nous ferons en réalité, ce sera la mesure d'un phénomène de comportement en corrélation étroite avec le facteur de capacité photopathique.

La même remarque s'applique aux autres facteurs du phototropisme, ainsi qu'aux différents indices que nous avons utilisés pour tenter de les évaluer.

D'autre part, les aperçus que nous avons proposés sur les *conditions physiologiques* des facteurs du phototropisme restent encore très hypothétiques et c'est pourquoi nous les avons volontairement formulés en termes assez vagues. Les préciser et les vérifier à l'aide d'expériences nouvelles fera l'objet des pages qui vont suivre.

Mais avant d'aborder certains des problèmes physiologiques et génétiques posés par le phototropisme de *Drosophila,* il était indispensable de débrouiller l'écheveau d'un comportement dont le déterminisme psychologique s'est révélé, contre toute attente, passablement complexe. Nous pensons avoir évité ainsi l'erreur de tant d'auteurs qui nous ont précédé ; ils se sont, pour la plupart, attachés à l'étude trop fragmentaire d'un aspect spécial du phototropisme et de ses conditions physiologiques ou génétiques, sans avoir une connaissance suffisante du comportement phototropique dans son ensemble. L'intérêt scientifique de telles recherches est évidemment restreint.

DEUXIEME PARTIE :

DONNÉES SUR LES CONDITIONS NEURO-SENSORIELLES ET GENETIQUES DU PHOTOTROPISME DE LA DROSOPHILE

CHAPITRE VI.

LES FONCTIONS DES OCELLES FRONTAUX DANS LE PHOTOTROPISME ET LE GEOTROPISME

La question du rôle physiologique des ocelles frontaux a fait l'objet d'un grand nombre de travaux à caractère principalement spéculatif et de quelques recherches expérimentales seulement. Pour le détail des premiers, nous renvoyons le lecteur à la mise au point de Demoll et Scheuring (1912), à laquelle nous empruntons seulement deux citations à titre d'exemples.

Johannes Müller écrivait en 1826 : « Des expériences sur la fonction des ocelles chez les Insectes ne nous ont rien appris ; peut-être la situation anatomique de ces organes peut-elle guider nos conclusions. » Et de conclure que les ocelles servent à la vision des objets *rapprochés*. De son côté, Link indique, en 1909, que tous les Insectes qui se déplacent rapidement (vol, saut ou marche) possèdent des ocelles frontaux, et non les espèces lentes. Il s'ensuivrait que la fonction principale des ocelles consiste dans le repérage, au cours de la locomotion, d'obstacles ou d'autres objets *lointains*, trop peu lumineux pour être perçus par les yeux composés. On le voit, des considérations aussi conjecturales peuvent conduire leurs auteurs à des conclusions diamétralement opposées.

Le travail de Homann (1924) constitue la première contribution valable à cette question. Bien qu'ayant échoué, après tant d'autres, dans l'expérimentation psycho-physiologique sur des Insectes aux yeux composés laqués, cet auteur a par ailleurs mis au point une méthode très précise pour déterminer les constantes optiques des ocelles ainsi que celles des ommatidies des yeux composés : distances focales antérieure et postérieure du système dioptrique, rayon de courbure des lentilles, rapport d'ouverture indiquant la luminosité des différents photorécepteurs, etc... ; dans l'ocelle, l'image fournie par la lentille se forme loin en arrière du plan des rhabdomères rétiniens. Par conséquent, dans la généralité des cas, *l'ocelle ne peut servir à la vision nette des formes, ni de près, ni de loin*, et les conclusions de Link s'avèrent aussi fausses que celles de Johannes Müller. Selon Homann, les ocelles auraient une ouverture supérieure à celle des ommatidies des yeux composés fonctionnant par apposition d'images. Ils seraient donc plus lumineux que ces organes. L'auteur suppose (à la suite de von Hess, 1920) que les ocelles sont

des « yeux de direction » servant à l'orientation phototropique par rapport à des sources lumineuses faibles, dans des cas où les yeux composés ne sont plus capables de les percevoir. Ce point a été controuvé par Wolsky (1930) qui montre que, chez *Drosophila melanogaster* et chez l'Hémiptère *Raphigaster nebulosa,* les ommatidies sont plus lumineuses que les ocelles frontaux.

Ce sont les recherches de Bozler (1926) qui représentent la première contribution expérimentale à l'étude psycho-physiologique des ocelles frontaux, notamment à la question de leur rôle dans le phototropisme de la Drosophile. Nous avons déjà analysé ce travail. Bornons-nous à rappeler ici que, pour Bozler, les ocelles frontaux de la Drosophile sont avant tout des *organes de stimulation,* qui renforcent la photocinèse. Des observations de Goetze (1927) et de Schremmer (1949) sur le comportement d'Abeilles et de Bourdons aux ocelles aveuglés viennent à l'appui des vues de Bozler. Pourtant celles-ci doivent être confirmées et précisées par l'emploi de méthodes expérimentales plus rigoureuses.

Au cours des dernières années, l'étude des fonctions des ocelles a été abordée aussi par la voie de l'électrophysiologie. Selon Parry (1947), l'éclairement d'un ocelle (chez *Locusta migratoria*) donne naissance dans le nerf ocellaire à un potentiel local qui se propage électrotoniquement jusqu'au cerveau (le nerf ocellaire est extrêmement court). Si on vernit l'ocelle ou si on coupe le nerf ocellaire, ce potentiel est aboli et la commissure oesophagienne devient le siège d'une série prolongée de potentiels d'action du type « spike ».

Les recherches de Ruck (1957) ont porté sur l'électrophysiologie des ocelles et du nerf ocellaire chez les Blattes *Periplaneta americana* et *Blaberus craniifer* et chez la Sauterelle *Melanoplus bivittatus.* Contrairement à celles de Parry, elles ont permis de déceler la naissance de potentiels d'action propagés (spikes) au niveau du nerf ocellaire, en réponse à une obscuration de l'ocelle. Mais « aucune preuve décisive n'existe pour le moment, concernant le rôle de ces influx. »

Des recherches récentes de Goldsmith et Ruck (1958) sont beaucoup plus directement intéressantes pour notre propos. Ces auteurs ont étudié, par la technique de l'électrorétinogramme, les réponses électriques des ocelles de la Blatte *Periplaneta americana* et de l'Abeille à des lumières spectrales monochromatiques d'égale énergie. Ils ont montré que le maximum de la sensibilité spectrale ocellaire était sensiblement le même chez des formes aussi éloignées : il est voisin de 490 mμ chez l'Abeille et de 500 mμ chez la Blatte. Nous retiendrons précieusement ces valeurs concordantes, car ce sont les seules données disponibles sur la sensibilité spectrale des ocelles des Insectes ; chez la Drosophile, on ne peut envisager de procéder à des déterminations électrorétinographiques, en raison de la petite taille de cette espèce. L'observation du comportement n'est d'aucun secours non plus dans ce cas, car des Drosophiles réduites à leurs seuls ocelles (par vernissage des yeux composés ou emploi de mutants *eyeless*) ne présentent point de réactions motrices à la lumière.

1° Mise en évidence et évaluation d'un effet de stimulation dû aux ocelles frontaux dans le phototropisme.

a) *Méthode expérimentale.*

Pour vérifier et préciser les données de Bozler, nous avons comparé la *vitesse photopositive initiale* de Drosophiles aux ocelles aveuglés par vernis-

sage avec celle d'animaux-témoins prélevés dans le même élevage. Dans ce but, nous avons mis au point le protocole suivant :

Les animaux sont introduits *individuellement* dans le tube de Viaud, après 30 minutes au moins d'adaptation à l'obscurité complète.

Un délai supplémentaire de deux minutes à l'obscurité est ménagé, pour permettre la dissipation des effets des ébranlements non contrôlés qui accompagnent la mise en expérience.

Puis le tube est illuminé axialement (éclairement de 30 lux dans le faisceau cylindrique de lumière blanche). Au même instant, un *vibreur* est mis en marche ; il est solidaire du banc d'optique qui supporte tout l'appareillage. Les vibrations qui se transmettent au tube ont pour effet de renforcer le phototropisme positif *d'une façon contrôlée*, identique pour tous les animaux successivement mis en expérience. Avec les Drosophiles aux ocelles vernis, cet artifice est indispensable, sinon elles restent immobiles dans le faisceau lumineux. Rappelons une fois de plus qu'un tel procédé n'est légitime que s'il est appliqué à des animaux appartenant tous à la même souche, pour des conditions d'éclairement invariables. Car rien ne prouve que des Drosophiles de races différentes aient la même sensibilité vibratoire, ni que les stimuli mécaniques exercent le même effet de renforcement du phototropisme pour des éclairements différents.

A l'aide de la graduation centimétrique du tube, il est possible de mesurer la longueur du premier trajet effectué. La durée de ce trajet étant chronométrée, il est aisé de calculer la vitesse de locomotion initiale.

b) *Résultats.*

Nos mesures ont porté sur 94 Drosophiles ayant un, deux ou les trois ocelles aveuglés et sur 45 animaux-témoins aux ocelles fonctionnels. Les résultats sont résumés dans le Tableau IX, qui indique, pour chacun des groupes, la moyenne des vitesses photopositives initiales et l'écart-type de cette moyenne, ainsi que le pourcentage des animaux qui n'ont pas réagi à la lumière expérimentale.

Tableau IX.

Nombre d'ocelles aveuglés	Nombre de mesures individuelles	Vitesse initiale moyenne (cm/s)	Signification statistique des écarts entre les moyennes D/σ_D	P	Pourcentage d'animaux immobiles
zéro (groupe de contrôle)	45	2,10 ± 0,013			0 p. 100
			19,3	< 0,01	
un	43	1,56 ± 0,025			9,3 p. 100
			2,6	< 0,01	
deux (dont l'ocelle médian)	23	1,45 ± 0,036			13,0 p. 100
			5,2	< 0,01	
trois	28	1,19 ± 0,035			32,2 p. 100

De ces données se dégagent les conclusions suivantes :

1° Dans les conditions expérimentales décrites ci-dessus, le renforcement du phototropisme positif dû à l'excitation des ocelles frontaux est considérable : car la vitesse photopositive initiale des animaux du groupe de contrôle est supérieure de 43 pour 100, en moyenne, à celle des animaux dont tous les ocelles sont aveuglés. D'autre part, alors que le recrutement photopositif des témoins est unanime dans les conditions de cette expérience, il n'en va pas de même pour les individus aux ocelles laqués, dont une proportion importante ne présente aucune réaction phototropique immédiate, malgré la sensibilisation vibratoire.

La stimulation photique qui s'exèrce sur le phototropisme des Drosophiles par l'intermédiaire de leurs ocelles augmente donc la photocinèse (vitesse) et la tendance photopositive primaire (recrutement).

2° Cet effet de stimulation est *gradué :* car le pourcentage des animaux immobiles augmente régulièrement en fonction du nombre d'ocelles aveuglés, tandis que la vitesse initiale moyenne diminue (Fig. 32). Tous les écarts observés entre les différents groupes expérimentaux sont statistiquement significatifs (au seuil de P = 0,01).

3° Il ne semble pas que l'ocelle médian exerce une fonction différente de celle des ocelles latéraux. Car les résultats de la deuxième ligne du Tableau IX se décomposent comme suit :

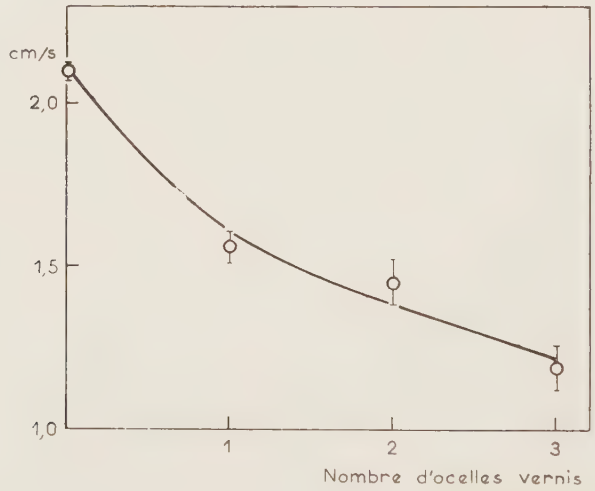

FIGURE 32. — Variations de la vitesse du premier parcours photopositif *(ordonnées)* chez des Insectes aux ocelles vernis, en fonction du nombre d'ocelles aveuglés *(abcisses)*. Pour chaque point expérimental, la dispersion indiquée correspond à ± 2 écarts-types de la moyenne.

— 20 animaux ayant l'ocelle médian verni, dont la vitesse moyenne est de 1,57 ± 0,037 cm/s ;

— 23 animaux ayant un ocelle latéral verni, dont la vitesse moyenne est de 1,55 ± 0,035 cm/s.

Bien entendu, la différence entre les moyennes de ces deux échantillons n'est nullement significative ($D/\sigma_D = 0{,}39$ et $P > 0{,}50$).

Nous disposons donc à présent d'une preuve expérimentale solide pour étayer l'hypothèse de Bozler : *les ocelles de la Drosophile sont des organes de stimulation typiques,* qui renforcent le phototropisme positif de cet Insecte. Mais la notion de photostimulation ocellaire n'est pas encore absolument claire. Doit-on penser avec Bozler, en s'appuyant sur l'existence de corrélations morphologiques étroites entre les ocelles et les ganglions optiques des yeux composés, qu'une telle stimulation est spécifique des réactions à la lumière ? Ou bien s'agit-il d'un effet non-spécifique, s'exerçant aussi dans le domaine de comportements sans rapport nécessaire avec le stimulus lumineux ? L'expérience que nous allons relater répond à cette question.

2° Photostimulation du géotropisme ascensionnel.

Par cette expérience, nous nous sommes proposé de rechercher si un comportement sans rapport nécessaire avec la lumière pouvait faire l'objet d'une photostimulation ocellaire. Nous nous sommes arrêté au géotropisme ascensionnel, qui se manifeste sans ambiguïté chez *Drosophila melanogaster* (voir les études de Carpenter, 1905 ; de Mc Ewen, 1918 et 1925 ; de Cole 1922 ; de Hirsch, 1959). Nous avons recherché si la *géocinèse ascensionnelle* (ou vitesse de grimpée) des Drosophiles était affectée, *dans un environnement fortement éclairé,* par le vernissage de leurs ocelles frontaux.

Le dispositif utilisé à cet effet est très simple : c'est un tube de verre vertical, de 40 cm de longueur et 2 cm de diamètre intérieur. Il est éclairé latéralement, de façon égale sur toute sa longueur, par un tube fluorescent du type « lumière du jour » disposé parallèlement, à une distance de 10 cm. L'éclairement au niveau du tube est de 3.000 lux. Une chambre de départ cylindrique (10 cm de long et 2 cm de diamètre intérieur) située au-dessous du tube principal, n'en est séparée que par une porte coulissante en rhodoïd. Elle contient un lot de 19 Drosophiles aux ocelles aveuglés. On mesure la vitesse moyenne de grimpée dans le tube long en chronométrant simplement le temps mis par le $\frac{n+1}{2}$ème animal (c'est-à-dire le dixième, dans le cas particulier) pour atteindre un repère situé à 15 cm au-dessus de la porte en rhodoïd. On répète l'expérience avec des groupes de contrôle, formés d'Insectes aux ocelles intacts, prélevés dans les mêmes tubes d'élevage que les lots expérimentaux. Pour plus de précautions, ces témoins ont subi les mêmes manipulations que les animaux opérés (anesthésie notamment) ; ils ont même reçu une application de vernis noir entre les ocelles latéraux : ce sont donc des individus « pseudo-opérés ».

Chacun des lots d'animaux d'expérience et de témoins est mis en expérience trois fois de suite, à des intervalles variant entre 40 et 60 minutes. Pour indice de la performance d'un lot, nous avons adopté la valeur médiane des trois épreuves.

Dans cette expérience *le phototropisme n'est pas en jeu,* puisque la direction des rayons lumineux principaux émis par la lampe est perpendiculaire à la direction de grimpée des animaux, et que le tube est également éclairé dans toute sa longueur.

Le Tableau X indique les résultats détaillés de l'expérience pour 8 lots expérimentaux et 5 lots de contrôle appartenant à la souche sauvage de référence « Champetières ».

Tableau X.

Temps de grimpée (en secondes)

Animaux aux ocelles aveuglés					Témoins aux ocelles fonctionnels				
Lot n°	Essais				Lot n°	Essais			
	1	2	3	Médian		1	2	3	Médian
1	33,5	35,7	45,3	35,7	1	19,0	10,0	18,4	18,4
2	23,4	32,4	40,5	32,4	2	19,5	12,0	15,0	15,0
3	24,8	20,5	77,5	24,8	3	17,0	10,2	16,0	16,0
4	21,0	15,6	25,7	21,0	4	23,6	17,0	17,9	17,9
5	24,0	23,2	19,8	23,2	5	15,6	18,2	26,7	18,2
6	35,1	31,4	42,4	35,1					
7	24,2	27,0	26,5	26,5					
8	22,6	86,2	46,3	46,3					
Temps moyen : 30,7 s					Temps moyen : 17,1 s				

La différence entre les deux moyennes est statistiquement significative au seuil de P = 0,01 (t = 3,52 avec 11 degrés de liberté).

Il ressort clairement de ce Tableau que la géocinèse ascensionnelle est fortement ralentie chez les Insectes privés de l'usage de leurs ocelles. *La photostimulation à point de départ ocellaire ne présente donc aucune spécificité vis-à-vis du phototropisme.* Quand on vernit les ocelles d'une Drosophile, on réalise chez cet Insecte une « désafférentation » partielle, pour reprendre le terme de Ozorio de Almeida et Piéron (1924). C'est la réactivité générale qui est diminuée à la suite d'une telle intervention, plutôt que la sensibilité photique globale. Bozler avait d'ailleurs montré que le seuil absolu de la sensibilité lumineuse des Drosophiles n'est pas modifié par la suppression des ocelles.

Ainsi, les ocelles de la Drosophile sont des *organes de stimulation,* au sens le plus large du terme, c'est-à-dire des organes sensoriels dont la fonction principale est d'élever le *niveau de réactivité non-spécifique* de l'organisme en augmentant l'excitabilité des centres nerveux. A cet égard, un rapprochement s'impose avec les fonctions des *mécanorécepteurs,* car les excitations ocellaires et les excitations des organes du sens mécanique agissent les unes et les autres en renforçant la géocinèse ascensionnelle et la photocinèse positive. Elles accentuent aussi la tendance photopositive primaire (recrutement des individus photopositifs).

L'intérêt de toutes ces données apparaîtra plus clairement encore si nous les systématisons de la façon suivante :

1° Dans les conditions habituelles de nos expériences, le vernissage de tous les ocelles supprime les mouvements phototropiques.

2° Pourtant l'excitation des mécanorécepteurs exerce une certaine *vicariance*, car elle rend possible le déplacement vers la source lumineuse d'un nombre important d'animaux opérés.

3° Chez les animaux *intacts* soumis à des vibrations mécaniques, il s'effectue une *sommation hétérogène* des excitations d'origine ocellaire et des excitations vibratoires ; dans ces conditions, le recrutement photopositif, ainsi que la vitesse et la rectitude des trajets orientés vers la lumière, atteignent des valeurs exceptionnellement élevées (Cf. Chapitre IV).

4° Réciproquement, les afférences ocellaires entretiennent l'excitation centrale dans des comportements sans rapport nécessaire avec la lumière (photostimulation du géotropisme ascensionnel).

En 1954, Vowles émettait, en conclusion d'un mémoire sur les transpositions photogéoménotactiques chez les Fourmis, l'hypothèse de l'intervention dans les tropismes *d'un mécanisme nerveux central commun à plusieurs ordres de sensibilité*. De notre côté, nous avons montré qu'il existe chez la Drosophile des dispositifs sensoriels capables d'activer indifféremment le phototropisme positif et le géotropisme ascensionnel. Ces deux ordres de faits paraissent convergents et doivent nous amener à une meilleure compréhension de la nature des phénomènes tropistiques. (Nous y reviendrons d'ailleurs dans nos conclusions générales).

En tout cas, nous pouvons remarquer dès maintenant que la lumière joue dans le phototropisme des Insectes un rôle qui n'est pas univoque : elle n'intervient pas seulement comme le stimulus adéquat d'une réponse spécifique, mais aussi comme un agent de stimulation banale.

*
* *

En dehors de leurs fonctions de stimulation générale, les ocelles frontaux interviennent-ils plus spécifiquement dans le phototropisme de *Drosophila ?* Il est malaisé de répondre à cette question, car la dissociation — théoriquement facile à réaliser (par vernissage) — entre les fonctions des ocelles et celles des yeux composés aboutit en réalité à une impasse : chez beaucoup d'Insectes, en effet, l'exclusion des yeux composés inhibe fortement l'activité motrice, et notamment la locomotion ; nous venons de voir qu'il en va de même pour la suppression des ocelles frontaux. Dans ces conditions, il faut recourir à des moyens indirects pour obtenir quand même quelques indications. Ainsi, Müller (1931) a montré que les ocelles interviennent dans l'orientation des Abeilles vis-à-vis de deux sources lumineuses d'égale intensité : les individus photopositifs qui n'ont plus qu'un ocelle latéral fonctionnel choisissent toujours la lampe située de ce côté. Nous avons montré de même (Chapitre IV) que les Drosophiles aux yeux barrés exécutent des mouvements de manège en lumière diffuse, si l'on vernit deux de leurs ocelles, dont l'ocelle médian. C'est donc que ces organes sont capables d'assurer en partie l'orientation phototropique quand les yeux composés sont peu développés.

Nous verrons plus loin (Chapitre IX) s'il y a lieu d'attribuer encore d'autres fonctions phototropiques aux ocelles frontaux. Auparavant nous passerons en revue ce qui revient aux yeux composés et éventuellement à la sensibilité dermatoptique.

CHAPITRE VII.

LES FONCTIONS DES YEUX COMPOSES.

Les yeux composés des Insectes sont des organes photorécepteurs hautement différenciés, beaucoup mieux connus au point de vue morpho-physiologique que les ocelles frontaux. *Drosophila melanogaster* possède des yeux très volumineux, dont les ommatidies sont de type pseudocône ; la pigmentation oculaire du phénotype sauvage résulte du mélange de trois pigments, rouge, brun et jaune. Ceux-ci isolent entre elles les ommatidies mais ils ne jouent aucun rôle dans les processus primaires de l'excitation rétinienne. Le pigment photosensible n'est pas identifié. L'acuité visuelle de la Drosophile n'est pas excellente (environ dix fois moindre que celle de l'Abeille). Elle permet cependant une orientation axiale satisfaisante, sinon une bonne perception des formes. Les mutations oculaires sont très nombreuses et bien connues ; elles portent sur le nombre et la différenciation correcte des ommatidies, ainsi que sur la pigmentation péri-ommatidienne. On peut tirer un parti avantageux de ces mutations pour l'étude du déterminisme physiologique des réactions à la lumière, si l'on tient compte, dans l'expérience et son interprétation, de certaines données de la génétique : pléiotropie des gènes, rôle de l'ambiance génétique, etc... Un exemple intéressant d'une telle étude est fourni par le travail de Kalmus (1943) sur les réactions de nystagmus optocinétique chez deux espèces du genre *Drosophila* et leurs mutants oculaires.

1° Les yeux composés sont-ils des organes de stimulation ?

Pour répondre à cette question, nous avons institué une expérience de géotropisme semblable à celle qui a été décrite au chapitre précédent : à l'aide du même appareillage, nous avons comparé la vitesse de grimpée de Drosophiles aux yeux normaux (souche sauvage de référence « Champetières ») avec celle de Drosophiles aux yeux réduits (lignée *Bar* isogénisée à la souche de référence pendant 37 générations). Nous avons préféré, pour ces expériences, des *Bar* à des *wild* aveuglées par vernissage. Car le vernissage complet des yeux composés, contrairement à celui des ocelles, constitue pour les Drosophiles un traumatisme considérable, qui bouleverse entièrement leur comportement normal.

Les mesures effectuées ont porté sur 5 lots de mâles *Bar* et 6 lots de mâles *wild*. Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau XI.

Tableau XI.

Temps de grimpée (en secondes)

Animaux aux yeux *Bar*					Animaux aux yeux normaux				
Lot n°	Essais				Lot n°	Essais			
	1	2	3	médian		1	2	3	médian
1	11,8	12,6	19,5	12,6	1	12,6	13,7	14,2	13,7
2	14,2	10,5	17,2	14,2	2	10,6	9,2	10,1	10,1
3	13,8	9,8	15,9	13,8	3	15,4	10,7	11,0	11,0
4	12,7	15,1	16,7	15,1	4	12,2	19,1	17,8	17,8
5	10,8	13,4	33,2	13,4	5	13,5	17,2	18,4	17,2
					6	11,8	10,5	15,1	11,8
Temps moyen : 13,8 s					Temps moyen : 13,6 s				

Le temps moyen de grimpée des *Bar* est sensiblement le même que celui des animaux-témoins aux yeux composés normaux, bien que l'œil barré possède environ dix fois moins d'ommatidies que l'œil normal. *Il n'y a donc aucune raison de penser que les yeux composés soient des organes de stimulation photique non-spécifique, au même titre que les ocelles.*

Cette expérience nous apprend aussi que la mutation *Bar* affecte seulement les yeux et les ganglions optiques, *à l'exclusion des ocelles qui demeurent parfaitement fonctionnels.* Sinon, la géocinèse des animaux de type *Bar* serait moins rapide que celle des témoins, étant donné la stimulation exercée par les ocelles dans cette situation expérimentale. Comme nous aurons encore plusieurs occasions de recourir à la mutation *Bar*, il est utile de retenir qu'elle n'entraîne aucun dysfonctionnement des ocelles frontaux.

2° Rôle des yeux composés dans l'attraction phototropique globale.

Si l'on met en expérience dans le tube de Viaud des Drosophiles dont les yeux composés ont été soigneusement laqués au préalable, mais dont les ocelles sont intacts, ces animaux ne réagissent nullement à la lumière expérimentale, même si celle-ci est très intense. En général, de tels animaux se déplacent peu ; leur activité motrice paraît cependant normale, mais ils n'ont de cesse qu'ils n'aient écaillé partiellement la couche de vernis à l'aide de leurs pattes antérieures. Aussi, dès qu'un animal opéré se dirige franchement vers la lumière ou en sens opposé, on peut affirmer que le vernissage de ses yeux est entamé ; il est aisé de le vérifier par un examen à la loupe binoculaire à fort grossissement.

Par suite, si les ocelles peuvent remplacer dans une certaine mesure les yeux composés pour le maintien de l'orientation axiale (cf. Chapitre IV), ils

n'exercent apparemment aucune vicariance pour le déclenchement de l'attraction et de la répulsion phototropiques.

Nous avons prolongé ces observations préliminaires sur le rôle des yeux par une étude quantitative de l'attraction phototropique des mutants *Bar*, en fonction de l'éclairement en lumière blanche. La méthode expérimentale utilisée est celle du « centre de gravité statistique », dont le protocole est exposé en détail au Chapitre III.

Les expériences ont été conduites parallèlement sur la souche sauvage « Champetières » et sur une lignée *Bar*, isogénisée à cette souche de référence pendant 13 à 17 générations. L'examen des courbes de la Figure 33 A révèle les faits suivants :

1° La courbe de réponse des *Bar* en fonction de l'éclairement présente la même forme générale que celle des témoins sauvages. Elle permet de définir un *seuil réactionnel* (ou éclairement minimum donnant lieu à un déplacement du centre de gravité statistique) et un *maximum réactionnel*.

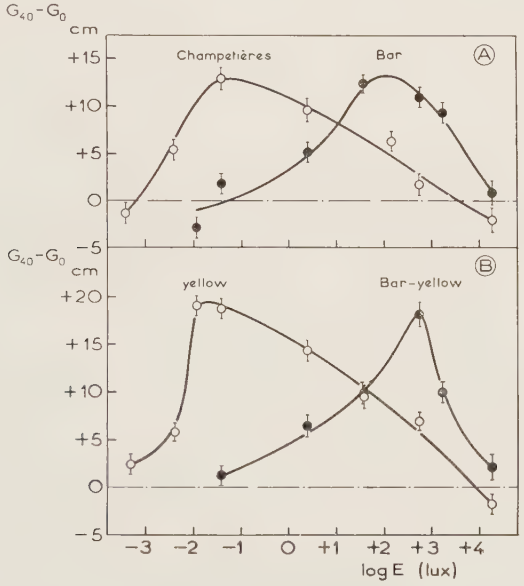

FIGURE 33. — Variations du degré de l'attraction phototropique globale *(ordonnées)*, en fonction du log de l'éclairement en lumière blanche *(abcisses)* dans 4 souches (sauvage et mutantes) de la Drosophile. — Mise en évidence du rôle des yeux composés. — Chaque point expérimental porte sur 10 lots de 50 animaux. La dispersion des mesures est indiquée par ± 1 écart-type de la moyenne.

2° Le seuil réactionnel est de l'ordre du centième de lux chez les animaux aux yeux barrés. Il est environ cent fois plus élevé que chez les témoins.

3° Le maximum réactionnel des *Bar* correspond à un éclairement d'une centaine de lux, dix mille fois plus fort que dans le cas des témoins.

4° L'amplitude du maximum réactionnel est de 12,3 cm pour le groupe

expérimental et de 12,8 cm pour le groupe de contrôle ; la différence entre ces valeurs n'est pas significative. Il semble donc légitime d'affirmer que les éclairements correspondant au maximum réactionnel causent, en moyenne, la même excitation photique chez les Drosophiles sauvages et chez les *Bar*.

5° Cette conclusion est vérifiée par l'étude de la « cinétique » des réactions phototropiques : car les courbes d'évolution de l'indice d'attraction ($G_t - G_o$) en fonction du temps d'exposition à la lumière sont exactement superposables pour les deux phénotypes, à condition de les comparer, *non à égalité d'éclairement mais à égalité d'excitation photique*, en adoptant pour base de comparaison l'éclairement correspondant au maximum réactionnel de chacune des souches (Figure 34, courbe A).

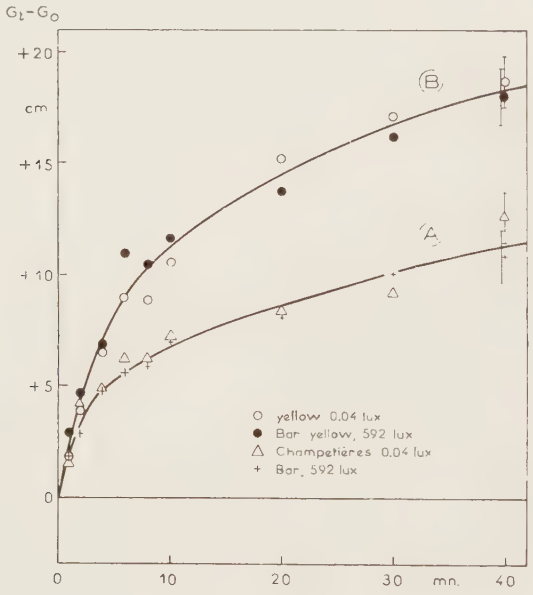

FIGURE 34. — « Cinétique » des réactions phototropiques en groupe pour l'intensité de la lumière blanche correspondant au maximum réactionnel, dans 4 souches (sauvage et mutantes) de la Drosophile. *Abcisses:* temps d'exposition à la lumière. *Ordonnées:* « centre de gravité statistique » momentané.

Par suite, il semble que les différences observées entre les *Bar* isogénisées et les *wild*, au point de vue de leurs réactions phototropiques, s'expliquent intégralement par une sensibilité visuelle globale quantitativement différente, à l'exclusion de toute autre source de variation, notamment d'ordre génétique.

Ces résultats sont d'ailleurs entièrement confirmés par la comparaison, dans les mêmes conditions expérimentales, de deux souches mutantes *yellow* (pigmentation corporelle jaune clair), l'une aux yeux composés normaux, l'autre aux yeux barrés (13 à 17 générations d'isogénisation avec la souche sauvage de référence pour chacune de ces lignées). On retrouve le même

décalage du seuil et du maximum réactionnels sur l'échelle des éclairements, la hauteur du maximum étant sensiblement la même pour les deux phénotypes : 18,8 cm pour *yellow* contre 18,1 cm pour *Bar yellow* (Figure 33 B). De même, la marche des réactions phototropiques en fonction du temps est identique pour les deux mutants, dans des conditions d'égale excitation photique (Figure 34, courbe B).

Remarque : L'existence de différences héréditaires dans le phototropisme de *Drosophila melanogaster* mérite, en soi, d'être notée. Nous y reviendrons plus longuement par la suite (Chapitres X et XI). Mais il faut souligner dès maintenant que les Insectes porteurs du gène *yellow* sont, en moyenne, plus attirés par la lumière que les porteurs de l'allèle sauvage de ce gène. Cette différence se manifeste nettement dès les premières minutes de l'expérience (comparer les courbes A et B de la Figure 34). Les différences d'amplitude entre le maximum réactionnel des *wild* et celui des *yellow* d'une part, entre celui des *Bar* et celui des *Bar-yellow* d'autre part, sont statistiquement significatives à P = 0,01. Les causes possibles de l'exaltation du phototropisme positif dans les souches *yellow* seront discutées plus loin (Chapitres VIII et X).

3° Les yeux composés et la perception des radiations ultra-violettes.

A la suite des recherches de Bertholf (1931-33) sur l'Abeille et sur la Drosophile; la question se posait de savoir si les radiations de l'ultra-violet sont perçues par les yeux composés des Insectes ou par l'intermédiaire d'un autre système photorécepteur. En 1948, Viaud avait suggéré, par analogie avec le cas de divers Invertébrés inférieurs, qu'une sensibilité extra-oculaire de type dermatoptique pourrait être en jeu dans les réponses phototropiques des Insectes à l'ultra-violet.

En vue d'éprouver cette hypothèse, nous avons institué des expériences comparatives du même type que celles que nous venons de décrire, en utilisant le même matériel biologique (souche sauvage de référence et mutants *Bar*, *yellow* et *Bar-yellow* isogénisés) et en appliquant le même protocole expérimental. Le stimulus est une lumière ultra-violette monochromatique de 366 mμ de longueur d'onde (la radiation de beaucoup la plus active pour attirer les Drosophiles, selon Bertholf) ; l'énergie du flux lumineux est de 20 ergs/s/cm^2.

Les courbes de la Figure 35 représentent la « cinétique » des réactions phototropiques pour chacune des souches étudiées. Tandis que les Insectes dont les yeux sont normalement développés sont nettement attirés par la lumière de Wood, les animaux aux yeux barrés ne réagissent pratiquement pas, même au bout de 40 minutes.

L'interprétation de ces résultats est immédiate. Les différences de réactivité entre *Bar* et non-*Bar* ne sont pas dues à l'influence des excitations ocellaires, car les ocelles frontaux sont normalement fonctionnels chez les *Bar* (cf. § 1 de ce Chapitre). Elles ne sont pas dues non plus à une hypothétique sensibilité dermatoptique, comme pourrait le faire croire la seule comparaison des *yellow* et des *wild*, car les *Bar-yellow* ne réagissent pas davantage à l'ultra-violet que les *Bar* de pigmentation corporelle plus foncée (1). *Ce sont donc manifestement les yeux composés qui interviennent dans la photoréactivité à l'ultra-violet chez la Drosophile.* Quand les yeux sont réduits,

(1) Ce fait laisse à penser que la mutation *yellow* n'affecte pas la *sensibilité*, mais la *réactivité* photique. Nous reviendrons sur ce point aux Chapitres VIII et X.

leurs sensibilité globale n'est plus suffisante pour percevoir la lumière de Wood, à moins (sans doute) d'augmenter considérablement l'énergie lumineuse.

Contrairement à l'hypothèse de Viaud, il n'y a donc pas lieu d'invoquer l'intervention d'une sensibilité de type dermatoptique pour rendre compte de la photoréactivité des Insectes à la lumière ultra-violette. L'expérience que nous venons de rapporter fournit même *l'une des très rares preuves*

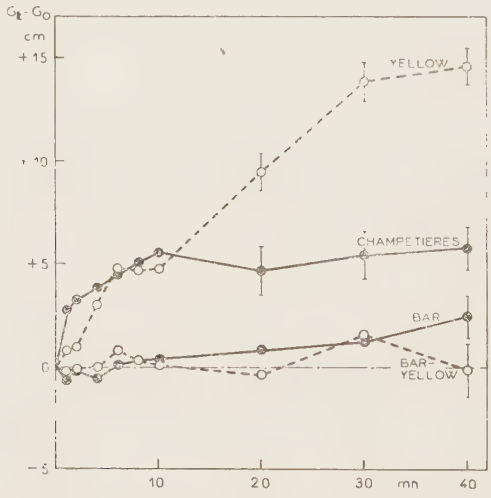

FIGURE 35. — « Cinétique » des réactions phototropiques en groupe, en réponse à une lumière ultra-violette de 366 mμ (20 ergs/s/cm²), dans 4 souches (sauvage et mutantes) de la Drosophile. *Abcisses:* temps d'exposition à la lumière. *Ordonnées:* « centre de gravité statistique » momentané.

directes en faveur de la perception de l'ultra-violet par les yeux composés des Insectes. Nous avons vu (cf. Historique) que les expériences de Brown et Hall (1936), qui concluaient dans le même sens, ne sont pas irréfutables, car elles n'excluent pas la possibilité d'une intervention des ocelles (de plus, elles ont porté sur des souches non-isogénisées). D'autre part, les travaux de Kühn (1927) et de Daumer (1956) sur la vision chromatique de l'Abeille démontrent bien que l'ultra-violet est perçu comme une couleur distincte. Mais ils ne nous renseignent pas avec certitude sur les organes photorécepteurs en jeu dans cette perception chromatique dont les caractères sont très particuliers: pour l'Abeille, l'ultra-violet constitue une couleur « à part », du fait, notamment de sa très forte saturation propre (Daumer).

4° Rôle des yeux composés dans l'orientation axiale.

Le rôle éminent des yeux dans l'orientation axiale phototropique a été démontré chez de nombreux organismes, y compris ceux qui demeurent sensibles à l'action de la lumière quand ils sont privés de leurs yeux. C'est par

exemple le cas de *Daphnia pulex* (H. Schulz, 1928) et du Ver Triclade *Planaria* (= *Dugesia*) *lugubris :* selon Viaud et Médioni (1949), des Planaires décapitées s'orientent par rapport à la lumière avec une précision qui croît au fur et à mesure de la régénération des yeux et des nerfs optiques.

Chez *Drosophila,* l'importance des yeux composés pour l'orientation axiale phototropique ressort clairement de nos observations sur les mouvements de manège des Insectes éborgnés (Chapitre IV). Des Drosophiles dont les yeux composés sont intacts et de structure normale, mais dont les ocelles ont été laqués dyssymétriquement ne présentent pas de mouvements de manège. Par conséquent, *les yeux composés sont normalement seuls en jeu dans les processus d'orientation* (même si les ocelles exercent une certaine vicariance dans des cas spéciaux).

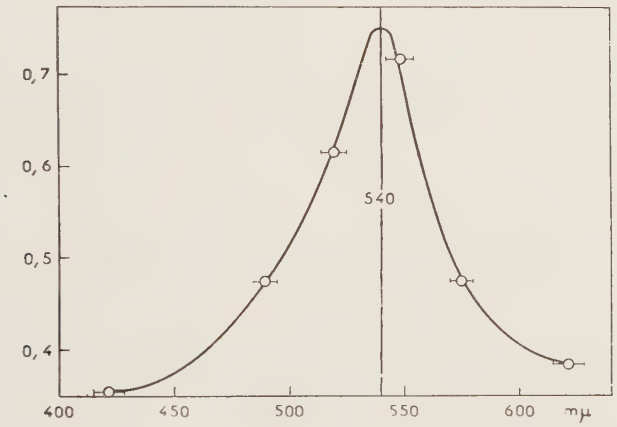

FIGURE 36. — Variations de la précision de l'orientation axiale phototropique dans des radiations monochromatiques visibles d'égale énergie. *Ordonnées:* indice de précision *(voir le texte). Abcisses:* longueur d'onde des lumières. Les dispersions de part et d'autre des points expérimentaux indiquent la largeur de la bande de transmission des filtres colorés, à 50 p. 100 du maximum.

Par suite, l'étude de la précision de l'orientation axiale et de ses variations en fonction de la longueur d'onde de lumières monochromatiques doit pouvoir nous renseigner sur la *sensibilité spectrale des yeux composés* de *Drosophila melanogaster.*

L'expérience instituée dans ce but ne diffère pas, dans sa méthode et dans son protocole, de celle que nous avons rapportée dans la seconde partie du Chapitre IV. Mais la lumière blanche est remplacée par une gamme de six radiations monochromatiques, entre 421 et 622 mμ, l'énergie rayonnée étant, dans tous les cas, de 30 ergs/s/cm^2 dans le faisceau lumineux parallèle. L'enregistrement des sinuosités des parcours est réalisé en l'absence d'ébranlements mécaniques susceptibles de renforcer le phototropisme positif et d'améliorer la rectitude des pistes. Dans ces conditions, les Insectes s'orien-

tent fort mal dans certaines des bandes spectrales utilisées; leurs trajets présentent un grand nombre de changements de direction et l'indice de rectitude de Richard devient inutilisable, l'axe de la trajectoire n'étant plus rectiligne, même approximativement. C'est pourquoi nous avons dû définir un autre *indice de précision*, adapté aux réactions des animaux dans ces conditions d'éclairement : c'est le quotient de la distance entre les deux points extrêmes du trajet dans la direction des rayons lumineux parallèles, par la distance effectivement parcourue pendant une période expérimentale d'une durée de deux minutes.

Les résultats de ces mesures sont représentés par la courbe de la Figure 36 : la précision moyenne de l'orientation axiale phototropique varie considérablement suivant la longueur d'onde de la lumière. Dans les radiations vertes de 540 mμ, l'orientation est à peu près aussi précise qu'en lumière blanche d'intensité moyenne ou forte. De part et d'autre de ce maximum, la précision moyenne de l'orientation décroît régulièrement suivant une courbe en cloche, vers le rouge et vers le violet.

Dans l'ultra-violet de Wood (366 mμ), nous n'avons pu opérer selon la méthode décrite au Chapitre IV, laquelle exige une bonne visibilité des animaux en expérience. Conservant le même dispositif expérimental, nous avons modifié le procédé de stimulation en réalisant un *éclairage monochro-*

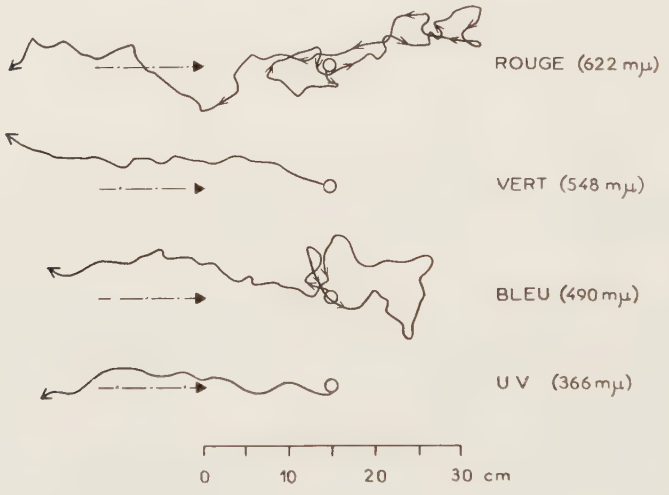

FIGURE 37. — Exemples d'orientation phototropique sur un plan horizontal, en lumières monochromatiques. Les flèches en trait d'axe indiquent le sens des rayons lumineux parallèles. Les cercles figurent le point de départ des animaux.

matique intermittent, alternativement jaune (595 mμ) et ultra-violet (366 mμ). Entre deux éclats lumineux était ménagée une période d'obscurité totale, pour éviter le fusionnement des impressions lumineuses successives (depuis

les travaux d'Autrum, on sait d'ailleurs que la fréquence critique de fusionnement est très élevée chez les Diptères : 200 éclats par seconde au moins en lumière blanche de forte intensité).

Ces conditions de stimulation nous ont permis d'apercevoir l'Insecte en expérience en des points fort rapprochés de son trajet, tout en le soumettant à l'action de la radiation 366 mμ, invisible pour l'observateur. Dans des épreuves de contrôle, tous les éclats lumineux étaient fournis par la radiation 595 mμ.

Nous n'avons pas cherché à exprimer quantitativement les résultats de ces observations, qui ne sont pas rigoureusement comparables aux précédentes. Mais les tracés obtenus montrent à l'évidence que les Drosophiles s'orientent fort mal en lumière jaune pure, continue ou intermittente. Au contraire, dès qu'on les stimule aussi avec la lumière de Wood intermittente, les trajets sont souvent quasi-rectilignes, *comme en lumière blanche et en lumière verte de* 540 *mμ* (Fig. 37).

La sensibilité spectrale de la Drosophile présente donc deux maxima : l'un est situé dans le vert de 540 mμ de longueur d'onde, l'autre dans l'ultraviolet proche.

Les données de Bertholf (1933) et de Fingerman (1952) confirment et précisent ces résultats, car l'un et l'autre auteur s'accordent à reconnaître une efficacité particulière à l'ultra-violet de 366 mμ de longueur d'onde. Tous deux signalent aussi l'existence d'un second maximum dans le spectre visible : entre 530 et 550 mμ selon Fingerman, qui confirme bien nos propres données, vu qu'il a utilisé une méthode expérimentale mettant principalement en jeu l'orientation axiale, donc les yeux composés. Pour Bertholf, le maximum d'efficacité des radiations visibles se situerait à 487 mμ ; mais, dans les expériences de cet auteur, c'est le phototropisme global qui est en jeu, c'est-à-dire avant tout l'impulsion photocinétique et non l'orientation axiale. L'efficacité maximum de la lumière bleue de 487 mμ résulte donc sans doute de l'excitation élective d'un autre système photorécepteur (par exemple, les ocelles) ou bien d'une combinaison plus ou moins additive d'excitations oculaires et extra-oculaires. Nous reviendrons sur ce point au Chapitre IX.

5° Les yeux composés et la capacité photopathique.

La méthode de l'appareil à choix lumineux à deux compartiments nous a déjà montré que la répartition des Drosophiles entre la plage éclairée et la plage obscure dépend de la capacité photopathique moyenne des animaux mis en expérience (cf. Chapitre V). Si l'on évalue conventionnellement la capacité photopathique moyenne par le pourcentage d'animaux qui se trouvent encore dans la moitié éclairée de l'appareil au bout de 20 minutes, il devient facile de comparer, dans les mêmes conditions expérimentales, divers phénotypes différant par certains caractères de leurs yeux composés.

Ceux que nous avons pris en considération sont d'une part le nombre d'ommatidies, d'autre part la pigmentation péri-ommatidienne.

Les résultats obtenus sont résumés dans le Tableau XII. Il ressort principalement de ce tableau :

a) que la capacité photopathique moyenne est liée au développement des yeux composés : les animaux aux yeux barrés étant moins sensibles à la lumière que ceux de type sauvage ont une capacité photopathique plus

Tableau XII.

Désignation des souches	Caractères des yeux composés	Nombre total d'animaux mis en expérience	Sexe	Capacité photopatique moyenne
wild	taille et pigmentation normales	814	♂	30,4 ± 1,6
Bar	pigmentation normale ; régression oculaire à 1/10 du nombre normal d'ommatidies	336	♂	68,7 ± 2,5
sepia	taille normale, pas de pigment rouge	367	♂	29,4 ± 2,4
cinnabar	taille normale, pas de pigments bruns	306	♂	25,5 ± 2,5
white	taille normale, aucun pigment	371	♂	29,1 ± 2,4

élevée, c'est-à-dire qu'ils supportent mieux l'action prolongée d'une lumière intense (1) ;

b) que la pigmentation péri-ommatidienne est sans influence sur la capacité photopathique. Car, en aucun cas, les écarts observés entre les valeurs caractéristiques des différentes souches ne sont statistiquement significatifs. La capacité photopathique moyenne est pratiquement la même chez les Drosophiles de type sauvage et chez les mutants dont les yeux sont dépourvus de pigment rouge, de pigments bruns ou de tous pigments péri-ommatidiens. Ces résultats sont inattendus, de prime abord : car l'œil *white*, en particulier, doit être considérablement plus illuminé que l'œil sauvage, dans les mêmes conditions d'éclairement ambiant ; par suite, il devrait être plus excité, *à condition que la sensibilité oculaire soit la même dans les deux phénotypes.* C'est là un problème qui mériterait une étude spéciale : on peut penser en effet qu'il existe, à un étage quelconque de l'analyseur visuel des *white*, un mécanisme régulateur atténuant l'excitation photique et permettant aux mutants de supporter des intensités lumineuses aussi fortes que les Drosophiles de type sauvage. Les données concernant le phototropisme des *white* sont d'ailleurs contradictoires : tandis que Mc Ewen (1918), Fardon, Carroll et Sullivan (1937) et Fingerman (1952) signalent des différences importantes entre le comportement des Drosophiles sauvages et celui des *white*, Brown et Hall (1936) concluent comme nous que seule la surface oculaire fonctionnelle influence le phototropisme, la pigmentation péri-ommatidienne étant sans importance. Toute cette question serait donc à reprendre, dans des conditions de rigoureuse homogénéité génotypique, en étudiant tour à tour les différents aspects ou facteurs du comportement phototropique global.

(1) Voir aussi Chapitre X, Tableau XVI et Figure 39.

6° Les yeux composés et la photo-inhibition.

Nous avons rassemblé sous cette rubrique diverses manifestations caractéristiques du phototropisme des Drosophiles isolées ou groupées : existence d'une période latente de la locomotion, suivant immédiatement la mise en expérience ; comportement d'individus « peu mobiles », qui ne se déplacent que très lentement ou pas du tout ; faible mobilité moyenne (dans les expériences de groupe), etc...

En lumière blanche, ces phénomènes sont d'autant plus accusés que l'éclairement (et par conséquent l'excitation de tous les photorécepteurs) est plus intense. En lumières monochromatiques, ils s'observent le plus souvent et de la manière la plus caractéristique dans deux groupes de radiations : celles du vert (540 mμ) et celles du violet et de l'ultra-violet de Wood (421 et 366 mμ).

Or nous savons à présent que ces deux groupes de radiations correspondent aux maxima de la sensibilité spectrale des yeux composés. En rapprochant les deux ordres de faits, une conclusion semble se dégager : *les phénomènes de photo-inhibition doivent être attribués à une excitation excessive des yeux composés.* Nous reviendrons plus longuement sur ce point au Chapitre IX, mais nous pouvons signaler déjà que le rôle des yeux dans la photo-inhibition n'est pas une notion nouvelle : Viaud le signalait en 1950, dans une étude sur le phototropisme des Planaires, et Goustard (1955) indique que l'excitation photique des yeux de *Blatella germanica* engendre une photo-inhibition.

*
* *

Les yeux composés interviennent donc de multiples façons dans le phototropisme de *Drosophila melanogaster :* s'ils ne paraissent avoir aucun rôle de stimulation banale comparable à celui des ocelles, par contre ils se révèlent déterminants pour l'attraction phototropique globale, l'orientation axiale précise, la capacité photopathique et la photo-inhibition. Leur sensibilité spectrale présente deux maxima, l'un dans l'ultra-violet proche (vraisemblablement vers 366 mμ), l'autre dans la région moyenne du spectre visible (540 mμ environ).

Avant de définir le rôle respectif des yeux composés et des ocelles frontaux dans le comportement phototropique de la Drosophile, il nous faut encore examiner l'éventualité de l'intervention d'une sensibilité lumineuse extra-oculaire de type dermatoptique.

CHAPITRE VIII.

LA QUESTION DE LA SENSIBILITE DERMATOPTIQUE

La photosensibilité extra-oculaire a été découverte par Pouchet en 1872, en relation avec le phototropisme : cet auteur a montré que des larves de Mouches, qui n'ont pas d'organes photorécepteurs typiques, sont pourtant sensibles à la lumière ; placées devant une fenêtre, elles ont tendance à s'en éloigner et présentent un comportement photonégatif caractéristique. Depuis, des observations nombreuses ont établi que la photosensibilité extra-oculaire est très répandue chez les Protistes et dans le Règne Animal, depuis les Amibes jusqu'aux têtards d'Amphibiens (voir les revues d'ensemble de Millott, 1957 et de Viaud, 1960).

D'après Hesse (1929) et Viaud (1938), il y a lieu de distinguer :

1° La sensibilité dermatoptique *sensu stricto*, celle du protoplasme indifférencié quant à la photoréception. On peut l'identifier à l'aide des critères généraux suivants : a) Elle est diffuse et également répartie sur toute la surface du corps. b) Dans le spectre visible, elle augmente régulièrement du rouge au violet. c) Dans le comportement des organismes, elle se traduit surtout par du phototropisme, ou réaction à la lumière comme à un « stimulus-agent » (Viaud, 1954).

2° La sensibilité de photorécepteurs rudimentaires, mais cependant différenciés et localisés, épars dans les téguments. Ce mode de photoréception, que l'on pourrait appeler « para-visuel », est souvent réparti très inégalement dans les diverses régions de la peau ; sa sensibilité spectrale présente un maximum dans les longueurs d'onde moyennes du spectre visible, traduisant la présence de pigments photosensibles spécialisés ; enfin, le sens para-visuel commande généralement des réactions perceptives de défense, d'un niveau psychologique supérieur à celui des tropismes, dans lesquelles l'éclairement (ou l'obscuration) joue le rôle d'un « stimulus significatif » (Grassé, 1944). Ainsi, chez la Limnée, la réaction skioptique ne dépend pas de l'excitation des yeux, mais de celle d'une sensibilité typiquement para-visuelle (Médioni, 1957).

Dans la classe des Insectes, les données sur la photosensibilité extra-oculaire sont nombreuses mais contradictoires (Tableau XIII). Dans une revue critique récente (1960), nous avons mis en évidence les faits suivants :

1° Les données négatives abondent : elles résultent de l'observation du comportement chez des Insectes dont les yeux composés et les ocelles ont été vernis, cautérisés ou extirpés et qui deviennent incapables de s'orienter par rapport à des rayons lumineux bien qu'ils conservent une motilité générale suffisante. Un grand nombre d'observations de ce type ont été faites sur l'Abeille, mais les mêmes résultats se retrouvent chez des Fourmis, des

Papillons, des Hannetons, des Acridiens, des Termites, des larves de Libellules et d'Ephémères et même chez un Aptérygote, le Lépisme.

2° Certaines données « positives » sont des artefacts. Ainsi, plusieurs auteurs ont omis de dissocier dans l'expérience l'effet calorifique et l'effet proprement photochimique du stimulus lumineux. Dans d'autre cas, le vernissage des photorécepteurs céphaliques a été imparfait ou insuffisant.

3° Les résultats réellement positifs sont rares et ils expriment très probablement la sensibilité de photorécepteurs rudimentaires, mais différenciés et localisés (sens para-visuel) : c'est le cas pour les larves de Muscides qui, d'après Séguy (1951), seraient pourvues de photorécepteurs céphaliques situés à l'extrémité des maxilles. De même pour les larves de certains Coléoptères aquatiques, étudiées par Schöne (1951) : ces organismes présentent normalement un « réflexe dorsal » à la lumière (« Lichtrückenreflex ») ; cette réaction n'est pas abolie par le vernissage des stemmates et de toute la région antérieure du corps, mais la stimulation photique semble alors particulièrement efficace au niveau des orifices respiratoires de l'extrémité de l'abdomen.

Mention particulière doit être faite des recherches récentes de Goustard (1955) sur le phototropisme de la Blatte germanique. A la suite de Graber (1884), Goustard affirme que des Blattes dont les yeux et les ocelles sont vernis demeurent sensibles à la lumière. Placées dans un labyrinthe de Chauvin, elles se dirigent encore vers l'impasse terminale du dispositif, signalée par la présence d'une source de lumière blanche ou bleue. Le niveau d'absorption de la lumière serait le tégument dorsal du thorax et de l'abdomen : car des animaux *non aveuglés,* dont la région thoraco-abdominale est vernie, présentent un phototropisme anormal. En particulier, leurs trajets vers la lumière sont beaucoup plus lents que ceux des témoins, ce qui prouverait, d'après Goustard, le rôle dynamogénique du sens dermatoptique dans le phototropisme de *Blattella.*

Nous avons étudié récemment les réactions de « sensibilité différentielle » des Blattes en réponse à un éclairement soudain et intense de tout le corps. Ces réactions, qui sont violentes chez les individus normaux, persistent dans une certaine mesure quand on vernit les yeux et les ocelles, ce qui paraît donner raison à Graber et à Goustard. Mais si l'on prend la précaution d'encapuchonner toute la tête de vernis noir ou d'une mince pellicule de plastiline opaque (en épargnant pourtant les antennes), les réactions de sensibilité différentielle sont abolies. Pourtant les animaux ainsi traités conservent une motilité générale quasi-normale et continuent de réagir à d'autres stimuli, par exemple des ébranlements mécaniques.

Il semble donc que les photorécepteurs céphaliques des Blattes puissent être stimulés à travers le tégument quand ils sont vernis localement ; aussi leur intervention ne peut-elle être exclue absolument dans les expériences de Goustard. Quant au ralentissement des déplacements phototropiques chez les sujets dont le thorax et l'abdomen sont vernis, il s'explique peut-être aussi bien par des causes purement mécaniques (alourdissement ou déséquilibration) que par la suppression d'une hypothétique sensibilité lumineuse tégumentaire ou transcutanée.

L'existence d'un sens dermatoptique *sensu stricto* est donc très problématique chez les Insectes, et l'on ne peut guère s'attendre à ce que *Drosophila* fasse exception à cette règle générale.

a) Rappelons tout d'abord que l'hypothèse de Bertholf (1933) reprise et développée par Viaud (1948), selon laquelle la grande sensibilité des Drosophiles à l'ultra-violet dépendrait avant tout d'un sens dermatoptique, s'est avérée sans fondement.

Tableau XIII.

Inventaire des données sur le sens dermatoptique dans la classe des Insectes

Groupes zoologiques	Données négatives	Données « positives »	Observations sur les données « positives »
APTERYGOTES Thysanoures	*Lepisma saccharina* (Meyer 1932)		
PTERYGOTES Ephémèroptères	larve de *Cloëon* (Alverdes 1924)		
Odonatoptères	*Aeschna grandis* (Link 1909) larve d'*Agrion* (Alverdes 1924)		
Dictyoptères		*Blattella germanica* (Graber 1884 ; Goustard 1955) *Periplaneta americana* (Brecher 1929)	excitation des yeux et des ocelles à travers la cuticule céphalique idem et stimulation thermique non exclue
Orthoptères	*Gryllotalpa* (Plateau 1888) *Orthacanthacris Aegyptia* (Grassé 1922) larve de *Locusta* (Cornwell 1955) *Locusta migratoria* (Médioni 1960)	*Dixippus* (=*Carausius*) *morosus* (Precht 1942)	stimulation thermique non exclue
Isoptères	*Calotermes flavicollis* (Richard 1950)		
Coléoptères	*Melolontha* (Forel 1910)	larves de *Dytiscus marginalis* et de *Acilius sulcatus* (Schöne 1951) larve de *Tenebrio molitor* (Tucolesco 1933)	sensibilité photique extra-oculaire *localisée* (stigmates abdominaux terminaux) stimulation thermique non exclue
Lépidoptères	chenille et imago de *Ephestia Kühniella* (Brandt 1934)	chenille de *Leucoma phaeorrhaea* (Manquat 1921) chenille de *Lymantria dispar* (Lammert 1925) chenille de *Gonepteryx rhamni* (Suffert 1932)	stimulation thermique non exclue
Diptères	*Drosophila melanogaster* (Bozler 1926, Médioni 1960) *Calliphora* (Cornwell 1955)	larves de Muscides (Pouchet 1872, Loeb 1890, etc...)	sensibilité photique extra-oculaire probablement localisée (« maxilles » larvaires)
Hyménoptères	*Apis mellifera* (De Serres 1813, Schönfeld 1865, v. Buttel-Reepen 1903, Link 1909, Bozler 1926, Goetze 1927, Müller 1931, Urban 1932, Heintz 1959) *Camponotus* (Müller 1931)	*Camponotus ligniperdus*, *Formica sanguinea*, *F.fusca* (Forel 1910)	vernissage imparfait des photorécepteurs céphaliques
Hémiptères		*Neides tipularius* (Godglück 1935)	vernissage des ocelles omis

Comme nous l'avons montré (Chapitre VII), l'ultra-violet est perçu avant tout par les yeux composés puisque les mutants dépourvus d'yeux bien développés (*Bar*) ne réagissent pas vis-à-vis d'une lumière ultra-violette d'intensité modérée. Les données de Lutz et Grisewood (1934) permettent même d'affirmer que l'excitation oculaire ne dépend pas d'une fluorescence évoquée dans les milieux optiques des ommatidies, mais d'une action directe de l'ultra-violet sur les rétinules.

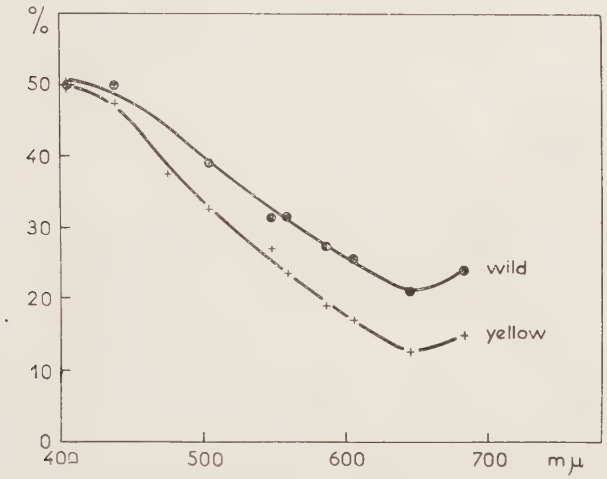

FIGURE 38. — Spectre d'absorption de la cuticule mésothoracique dorsale, chez des individus de type sauvage et des mutants *yellow*. *Ordonnées:* énergie lumineuse absorbée, en pourcentage de la lumière incidente. *Abcisses:* longueur d'onde des lumières monochromatiques.

b) Des mesures spectrophotométriques montrent que la cuticule mésothoracique dorsale est plus transparente à toutes les radiations visibles (excepté les plus courtes) chez le mutant *yellow* que chez la Drosophile de type sauvage (Fig. 38). En comparant les réactions phototropiques de ces deux phénotypes, on pouvait espérer déceler l'intervention du sens dermatoptique, s'il existe. Nous l'avons vu au Chapitre précédent, les résultats d'une telle comparaison sont entièrement négatifs à cet égard: les deux types de Drosophiles diffèrent seulement par l'amplitude du maximum réactionnel, mais nullement par la position de celui-ci sur l'échelle des intensités lumineuses. Et surtout, le seuil absolu des réactions phototropiques est le même pour les Drosophiles sauvages et *yellow*. On pourrait penser, il est vrai, que la sensibilité dermatoptique existe, mais que son seuil d'excitation est plus élevé que celui du sens visuel, qui la masquerait entièrement aux faibles éclairements. Mais cette objection n'est pas valable, car des Drosophiles dont la sensibilité visuelle globale est très médiocre présentent le même seuil réactionnel, quelle que soit leur pigmentation corporelle (mutants *Bar* et *Bar-yellow*).

c) La méthode de l'appareil à choix lumineux à deux plages nous a permis de comparer, au point de vue de leur capacité photopathique moyenne,

des mutants différant du type sauvage par leur pigmentation corporelle. Les résultats de cette expérience sont consignés dans le Tableau XIV.

Tableau XIV.

Désignation des souches	Pigmentation corporelle	Nombre de *crossing-over* d'isogénisation avec la souche *wild*	Nombre total d'animaux mis en expérience	Sexe	Capacité photopathique moyenne
wild	sauvage	—	814	♂	30,4 ± 1,6
ebony	noire	8	373	♂	89,6 ± 1,6
curled	intermédiaire entre *ebony* et *wild* (ailes anormales)	0	330	♂	62,8 ± 2,7
yellow	jaune, plus claire que *wild*	12	713	♂	62,3 ± 1,8
Bar-yellow	comme *yellow* (yeux réduits)	13	197	♂	73,6 ± 3,2

Tous les mutants examinés, quelle que soit l'opacité de leurs téguments, ont une capacité photopathique moyenne beaucoup plus élevée que la souche sauvage de référence. *Il n'y a donc aucune relation nécessaire entre la transparence du corps et l'excitation par la lumière chez la Drosophile.*

Les variations de la capacité photopathique de ces mutants sont dues probablement à des effets pléiotropes des gènes majeurs plutôt qu'à l'action de gènes modificateurs, puisqu'elles résistent à l'isogénisation. Dans le cas de la souche *ebony*, qui s'écarte le plus du type sauvage, la surface des yeux composés est sensiblement moindre que celle des animaux-témoins. Ce fait pourrait expliquer, au moins partiellement, pourquoi les *ebony* supportent si bien la lumière forte ; de même, la capacité photopathique des *yellow* aux yeux barrés est significativement supérieure à celle des *yellow* aux yeux normaux ($D/\sigma_D = 2{,}92$; $P < 0{,}01$). Une différence analogue s'observe aussi entre les phénotypes *Bar* et *wild* (cf. Chapitre VII, Tableau XII).

*
* *

La prise en considération de tous ces faits ne prouve pas irréfutablement que les Drosophiles n'aient pas de sens dermatoptique ; on peut affirmer, cependant, que l'existence de cette sensibilité est fort improbable ; *en tout cas, elle n'intervient pas dans le déterminisme sensoriel du phototropisme.* Contrairement au cas des Animaux inférieurs (y compris des Crustacés comme les Daphnies), le phototropisme des Insectes, en particulier celui de *Drosophila melanogaster*, dépend donc *exclusivement* de l'excitation des organes photorécepteurs céphaliques, les yeux composés et les ocelles.

CHAPITRE IX.

LE DETERMINISME NEURO-SENSORIEL DU PHOTOTROPISME DE *DROSOPHILA*

L'essentiel de ce que nous savons à présent du rôle des différents systèmes photorécepteurs dans le phototropisme de la Drosophile peut s'énoncer en quelques phrases :

1° *Les ocelles frontaux* ont vraisemblablement un maximum de sensibilité spectrale voisin de 490 mμ. Leur excitation exerce sur le phototropisme une action indirecte de stimulation banale des centres nerveux : maintien d'un niveau élevé de vigilance et de réactivité. Ils peuvent être suppléés dans cette fonction par d'autres organes sensoriels, notamment les mécanorécepteurs des antennes et des poils sensoriels. Réciproquement, ils exercent la même fonction dans des comportements sans rapport nécessaire avec la lumière (par exemple, le géotropisme). Ce sont donc avant tout des organes de stimulation typiques.

2° *Les yeux composés* ont une courbe de sensibilité spectrale à deux maxima : l'un est dans l'ultra-violet de Wood ; l'autre, situé dans la région moyenne du spectre, est voisin de 540 mμ. Les yeux composés exercent sur le phototropisme des Drosophiles une action directe et spécifique pour laquelle ils sont irremplaçables. Ils n'interviennent pas dans le maintien de la vigilance.

3° *Le sens dermatoptique* semble faire défaut chez *Drosophila* comme chez la plupart des Insectes, du moins à l'état imaginal. En tout cas, il n'intervient pas dans le phototropisme.

Discussion et interprétation de ces faits.

a) Certains facteurs du phototropisme semblent dépendre uniquement des afférences ocellaires, car leur maximum spectral coïncide avec celui de la sensibilité des ocelles. Ce sont la tendance photopositive primaire et la photocinèse, facteurs essentiels de ce que Viaud appelle « l'impulsion photocinétique primaire ».

Il y a tout lieu de penser que ce sont des *facteurs centraux*, étroitement liés au niveau de vigilance et de réactivité générales. Car les aspects du phototropisme qu'ils gouvernent (recrutement des individus photopositifs et vitesse de locomotion vers la lumière) peuvent augmenter considérablement sous l'effet d'excitations du sens mécanique. Et réciproquement, ces facteurs centraux interviennent non seulement dans le phototropisme, mais aussi dans le géotropisme, ce qui confirme leur non-spécificité. C'est en étudiant de plus près les modalités physiologiques de ces facteurs de comportement que l'on peut espérer comprendre la nature d'un processus comme la loi du maximum d'excitation qui, selon Viaud, régit tous les « tropismes vrais ». Des phénomènes plus complexes que les tropismes, tels que les « transpositions photogéoménotactiques » étudiées par Birukow (1953), ont sans doute une base physiologique analogue, comme l'indique Vowles (1954) qui émet l'hypothèse d'un « mécanisme taxique commun à toutes les sensibilités » (1).

b) D'autres aspects ou facteurs du phototropisme sont directement liés à l'excitation des yeux composés.

En premier lieu, les yeux ont pour fonction évidente de percevoir les sources lumineuses et leur localisation dans l'espace environnant. Car les Drosophiles aux yeux laqués sont incapables de s'orienter correctement, même si leurs ocelles sont fonctionnels et soumis à un fort éclairement. Nous avons vu aussi que le seuil réactionnel du phototropisme dépend du degré de développement des yeux composés (comparaison des *wild* et des *Bar*). Les yeux ont donc une fonction de sensibilisation aux faibles intensités lumineuses.

D'autre part, on peut rattacher directement à l'intervention des yeux les phénomènes de photo-inhibition qui se produisent en réponse à des éclairements relativement forts. Car les maxima spectraux de la photo-inhibition coïncident avec ceux de la sensibilité oculaire. De plus, il résulte de nos expériences comparatives portant sur les *Bar* et les *wild* que le seuil de la photo-inhibition est dix mille fois plus élevé chez les *Bar* que chez les témoins sauvages, tandis que le seuil absolu de l'attraction phototropique est seulement cent fois plus élevé; ce fait signifie que l'attraction globale dépend à la fois des afférences oculaires et ocellaires, alors que l'inhibition dépend uniquement de la stimulation des yeux. *La photo-inhibition constitue ainsi un réglage de la vitesse de locomotion qui est indépendant de la photocinèse.* Il est pourtant évident que les deux facteurs conjuguent leurs effets dans le comportement global, ce qui permet d'expliquer pourquoi les lois de variation des vitesses sont différentes pour le phototropisme positif et pour le phototropisme négatif (voir la Fig. 10): chez l'animal orienté positivement, les ocelles sont tournés vers la lumière et excités au maximum; dans ces conditions, la photocinèse l'emporte très largement sur la photo-inhibition, ce qui se traduit par une croissance continue de la vitesse en fonction du logarithme de l'éclairement. En phases négatives, au contraire, seuls les yeux sont exposés à la lumière directe; l'inhibition à point de départ oculaire s'oppose alors efficacement à la cinèse; d'autant plus que, selon Dolley et Wierda

(1) Dans le même ordre d'idées, Chauvin (1959) note que « le phototropisme des Blattes dépend, par un mécanisme inconnu, de l'intégrité des antennes et, plus précisément, de l'organe de Johnston... Les trois organes indispensables (pour l'apprentissage du labyrinthe éclairé) seraient les antennes, les palpes et les ocelles ». En fonction de ce que nous savons maintenant au sujet de la Drosophile, il ne fait guère de doute que ces organes exercent chez la Blatte un rôle de stimulation banale.

(1929), les yeux composés des Diptères présentent un gradient de sensibilité croissante de l'avant vers l'arrière.

La photo-inhibition à point de départ visuel semble d'ailleurs de règle chez les Insectes : elle a été observée par Richard (1950) sur le Termite à cou jaune et par Goustard (1955) sur la Blatte germanique.

c) On relève enfin dans le phototropisme de la Drosophile des aspects et facteurs qui dépendent de l'excitation conjuguée des ocelles et des yeux composés.

1° *La capacité photopathique*, qui règle les changements de sens du phototropisme, est minimum pour les radiations spectrales auxquelles les ocelles frontaux sont le plus sensibles (490 mμ) ; les résultats des expériences portant sur des individus isolés et sur des groupes concordent parfaitement à cet égard. Mais l'intervention des yeux composés n'est pas moins évidente ; car les mutants aux yeux barrés supportent beaucoup mieux la lumière forte que les animaux-témoins de phénotype sauvage, bien que l'excitation des ocelles soit égale dans les deux cas. Il semble donc que la capacité photopathique soit fonction de l'excitation photique globale, c'est-à-dire d'une sommation des afférences ocellaires et des afférences oculaires.

De ce point de vue, les ocelles semblent assumer une fonction parfaitement spécifique et non plus seulement un rôle de stimulation banale. Car cette fonction ne peut être dévolue, par un processus de vicariance, à d'autres organes de stimulation ; en effet, l'excitation des mécanorécepteurs a pour effet d'augmenter, et non de diminuer, le taux des réactions photopositives.

2° *L'orientation axiale* atteint au maximum de sa précision dans les radiations spectrales auxquelles les yeux composés sont le plus sensibles (540 et 366 mμ). Ce sont donc les yeux qui gouvernent la fonction d'orientation phototropique, comme le confirment les mouvements de manège des Drosophiles éborgnées.

Mais la précision de l'orientation axiale dépend également de facteurs centraux (niveau de vigilance et de réactivité générales), qui sont influencés par des afférences non-spécifiques, en particulier des stimuli mécaniques (Chapitre IV). Il faut donc envisager aussi (bien que nous ne l'ayons pas démontré expérimentalement) que les ocelles frontaux interviennent indirectement, en tant qu'organes de stimulation banale, pour régler le degré de rectitude des parcours.

*
**

En conclusion, il faut souligner deux points essentiels :

Premièrement, la lumière joue dans le phototropisme des Insectes le rôle d'un *stimulus non-univoque*, agissant à la fois sur le niveau de vigilance et de réactivité générales et sur la réactivité proprement phototropique. Dans la nature, l'équivoque est encore beaucoup plus large, car les effets thermiques de la lumière solaire ne sauraient être négligés.

En second lieu, il est artificiel d'envisager séparément l'intervention des afférences oculaires et celle des afférences ocellaires dans le phototropisme des Insectes. En situation normale, elles sont indispensables, les unes comme les autres, à la manifestation de ce comportement.

Sans les yeux, la source lumineuse ne peut être localisée dans l'espace environnant. Il ne peut y avoir tropisme, c'est-à-dire locomotion orientée par rapport à la source lumineuse.

Sans les ocelles, le niveau de vigilance et de réactivité est insuffisant.

L'Insecte privé de ses ocelles perçoit la source et la situe dans l'espace, mais ne réagit pas (sauf si les afférences ocellaires sont remplacées par des afférences tactilo-vibratoires).

C'est cette *intégration complexe des données sensorielles spécifiques et des données non-spécifiques* qui différencie le plus nettement le phototropisme des Insectes de celui des Animaux inférieurs. Chez ces organismes, il existe souvent aussi deux systèmes photorécepteurs : des yeux plus ou moins hautement différenciés et une sensibilité dermatoptique. En gros, les yeux des organismes inférieurs sont assimilables, par leurs fonctions, à ceux des Insectes (orientation axiale, photo-inhibition) et le sens dermatoptique, qui contrôle l'impulsion photocinétique, aux ocelles frontaux. Mais une Planaire, par exemple, peut encore présenter du phototropisme après destruction des yeux et même après décapitation, parce que l'intégration nerveuse des impressions visuelles et dermatoptiques est faible ou inexistante. Au contraire, chez l'Insecte, la séparation expérimentale des sensibilités oculaire et ocellaire est beaucoup plus difficile à réaliser, car le comportement phototropique est normalement aboli par la suppression de l'une ou l'autre de ces sensibilités. Pourtant, chez des Insectes moins évolués que les Diptères, la spécialisation des yeux et des ocelles n'est pas toujours aussi nette : ainsi, le Criquet *Locusta migratoria* reste phototropique après vernissage de ses yeux composés ou de ses ocelles (Médioni, 1960). Il y a là un aspect intéressant de l'évolution du phototropisme (1).

---

(1) Au moment d'achever la rédaction de ce mémoire, nous prenons connaissance d'un travail préliminaire sur le phototropisme du Criquet migrateur en phase grégaire (Cassier, 1960). Chez les larves du 5ème stade comme chez les adultes, le phototropisme positif peut être facilité par des excitations mécaniques. La lumière également exerce une action dynamogénique générale par l'intermédiaire des ocelles. Ceux-ci servent à la photocinèse, tandis que les yeux composés sont les organes de l'orientation. Enfin, comme nous l'avions signalé à propos de la même espèce, le Criquet peut se déplacer vers la lumière même si l'un des deux systèmes photorécepteurs (yeux ou ocelles) lui fait défaut. Toutes ces données confirment nos vues sur le rôle respectif des yeux et des ocelles dans le phototropisme des Insectes. Elles montrent également que l'intégration des afférences oculaires et ocellaires n'est pas aussi achevée chez les Orthoptère que chez les Diptères.

CHAPITRE X.

QUELQUES DONNEES SUR LE DETERMINISME GENETIQUE DU PHOTOTROPISME DES MUTANTS

Plusieurs auteurs ont montré que, chez *Drosophila melanogaster*, le degré de l'attraction phototropique est un *caractère héréditaire quantitatif :* car des mutants présentent entre eux et avec les animaux de type sauvage des différences constantes (Mc Ewen 1918, Cole 1922, Brown et Hall 1936, Barigozzi et Tonissi 1946, Dürrwächter 1957). En outre, Hirsch et Boudreau (1958) ont confirmé le caractère héréditaire de certains aspects du phototropisme en réalisant une sélection artificielle au sein de la souche sauvage « Formosa ». Mais tandis que les plus anciens de ces auteurs envisageaient uniquement une action directe de certains gènes majeurs sur le comportement phototropique, les progrès de la génétique au cours des vingt dernières années ont entièrement transformé cette manière de voir. C'est pourquoi il n'est pas inutile de rappeler quelques idées essentielles pour l'interprétation correcte des expériences sur l'hérédité du comportement.

a)*Tous les caractères d'un organisme se développent sous l'action conjuguée des facteurs héréditaires et des influences du milieu* qui contribuent les uns et les autres à façonner le phénotype individuel. La question, si souvent débattue, de la contribution respective de l'hérédité et de l'environnement au déterminisme d'un caractère morpho-physiologique ou d'un trait de comportement est un problème mal posé. Nul ne l'a peut-être plus clairement indiqué que le psycho-physiologiste Hebb (1953) : « Il arrive encore qu'on se demande jusqu'à quel point un élément donné du comportement dépend de l'une de ces influences. Est-ce 50 pour 100 pour l'environnement et 50 pour 100 pour l'hérédité, ou 90 contre 10, ou quelles sont au juste les proportions ? Cela revient exactement à demander quelle part de la surface d'un champ est due à sa longueur et quelle part à sa largeur. »

En réalité, les facteurs héréditaires et ceux de l'ambiance ne sont pas additifs et tout caractère dépend entièrement de ces deux ordres d'influences, qui sont inséparables. Toutefois, ce qui peut être analysé et évalué séparément, ce sont les contributions respectives de l'hérédité et de l'environnement à la *variabilité* des caractères organiques et des traits de comportement. Il est parfaitement légitime de se demander dans quelle mesure les variations d'un caractère (mais non sa réalisation) sont dues à des facteurs génétiques ou aux influences du milieu.

b) *Le déterminisme génétique du phénotype est toujours indirect ou médiat.* D'après nos connaissances actuelles sur la nature biochimique et le mode d'action des gènes, les processus primaires de la détermination des caractères phénotypiques sont assez uniformes et leur diversification s'opère au cours de l'ontogénèse par des réactions chimiques en chaînes très complexes. Dans le cas de l'hérédité psychologique, une complication supplémentaire résulte du fait que certains traits de comportement ne sont liés qu'indirectement à la constitution génétique de l'organisme, par l'intermédiaire du phénotype morpho-physiologique. Ainsi Herter (1936, cité par Hall, 1951), a montré que le preferendum thermique des Souris albinos est plus bas que celui de leurs congénères sauvages, en relation avec des différences héréditaires dans l'épaisseur de la fourrure et de la peau.

c) On distingue actuellement chez la Drosophile *deux types principaux de facteurs héréditaires chromosomiques* (sans compter les remaniements chromosomiques importants) :

1° Les gènes dits « majeurs » parce qu'ils ont un effet évident sur le phénotype morphologique, sans préjudice d'autres actions moins visibles, d'ordre anatomique ou physiologique (notion de pléiotropie). Ce sont les gènes responsables de la plupart des mutations cataloguées.

2° Des gènes qui exercent une action individuelle discrète, mais dont la coopération peut modifier l'effet des gènes majeurs (notion de gènes modificateurs) ou conditionner, par une combinaison d'influences majorantes et minorantes, la grandeur de certains caractères (notion de polymérie).

On connaît des traits de comportement qui sont sous la dépendance d'un petit nombre de gènes majeurs : ainsi, l'agressivité du Rat résulterait de l'action pléiotrope de trois gènes conditionnant la pigmentation du pelage (Keeler et King, 1941, cité d'après L'Héritier 1954). D'après Stamm (1956), l'intensité du comportement d'amassement (« *hoarding* ») chez le Rat blanc obéit aux lois du monohybridisme mendélien. Il en va de même pour certaines variantes des conduites sexuelles et agressives chez des hybrides interspécifiques de *Gryllus campestris* et *G. bimaculatus* (von Hörmann-Heck, 1957).

Pourtant, on considère actuellement que la majorité des caractères quantitatifs (biométriques, physiologiques ou psychologiques) sont déterminés génétiquement par l'action de divers « systèmes polygéniques ». Par exemple, les recherches de Bösiger (1960) sur la vigueur sexuelle des mâles de *D. melanogaster* démontrent que ce caractère n'est pas lié à tel ou tel phénotype mutant, mais à l'intervention d'un grand nombre de facteurs chromosomiques discrets ; pourtant, l'auteur n'exclut pas absolument l'éventualité d'une action pléiotrope de certains gènes majeurs sur la parade sexuelle, mais seulement à titre exceptionnel.

Dans le cas du phototropisme de la Drosophile, les recherches récentes portant sur la comparaison de souches sauvages et mutantes mettent en relief l'importance de l'ambiance génétique. Scott (1943) et Barigozzi et Tonissi (1946) ont critiqué à juste titre les travaux plus anciens dans lesquels ce facteur n'est pas pris en considération ; ils ont montré que l'isogénisation peut transformer la réactivité de l'organisme mutant à tel point que le rôle des gènes majeurs semble parfois bien problématique.

Dans les lignes qui vont suivre, nous n'avons pas l'intention de reconsidérer dans son ensemble la question du rôle respectif des gènes majeurs et de l'ambiance génétique. Nous nous proposons seulement de replacer dans cette perspective les observations que nous avons faites sur les variations du phototropisme et de la capacité photopathique chez quelques mutants.

1° Données relatives à la mutation *Bar*.

Nous avons déjà dit que le phototropisme des Drosophiles mâles aux yeux barrés diffère notablement de celui de leurs congénères de type sauvage : le seuil et le maximum de l'attraction phototropique sont décalés vers des éclairements plus intenses, l'orientation axiale est moins précise, la capacité photopathique est plus élevée. A première vue, il peut sembler inutile d'invoquer des mécanismes génétiques complexes pour rendre compte de ces différences, dont la réduction de la sensibilité visuelle globale apparaît comme la cause principale. Mais deux ordres de faits vont nous amener à réviser cette opinion.

a) Dans des expériences préliminaires, nous avions comparé le comportement de la souche sauvage de référence « Champetières » à celui des *Bar non-isogénisées* (mesure de l'attraction phototropique globale dans le tube de Viaud, en lumière blanche de 2 lux). Les résultats sont indiqués dans le Tableau XV, qui rappelle aussi les données obtenues dans les mêmes souches après 13 et après 47 générations d'isogénisation.

Tableau XV.

Dates des expériences	Génotype	Nombre de *crossing-over* d'isogénisation	Attraction finale moyenne (cm)	Nombre d'expériences	Nombre total d'Insectes en expérience
novembre 1957	♂ *wild*	—	+ 10,6	10	480
	♂ *Bar*	0	+ 28,1	5	190
novembre 1958	♂ *wild*	—	+ 8,0	10	453
	♂ *Bar*	13	+ 4,2	10	445
décembre 1959	♂ *wild*	—	+ 8,4	6	275
	♂ *Bar*	47	+ 3,8	6	292

Les conclusions que l'on peut tirer de ce tableau sont les suivantes :

1° La souche sauvage de référence « Champetières » a peu varié entre novembre 1957 et décembre 1959 : les indices d'attraction ne sont pas significativement différents. Il y a donc une *constance héréditaire* du degré de l'attraction phototropique pour un intervalle de temps qui couvre une soixantaine de générations.

2° Avant toute isogénisation, la souche *Bar* présente une réactivité phototropique globale *beaucoup plus forte* que la souche témoin. La différence est hautement significative ($D/\sigma_D = 7,8$).

3° Après 13 générations d'isogénisation, la réactivité des *Bar* a considérablement diminué ; elle est devenue inférieure à celle des témoins ($D/\sigma_D = 2,2$, différence significative à $P = 0,03$).

4° Entre la 13ème et la 47ème génération d'isogénisation, on n'enregistre pas de modification significative de l'attraction phototropique des *Bar*.

La réactivité des *Bar* à la lumière se transforme donc radicalement à la faveur des premiers croisements d'isogénisation. Par la suite, ces mutants se comportent comme les témoins sauvages, *à égalité d'excitation lumineuse*

(et non d'éclairement), la cinétique des réactions phototropiques étant rigoureusement superposable dans les deux lignées (cf. Chapitre VII, Fig. 34).

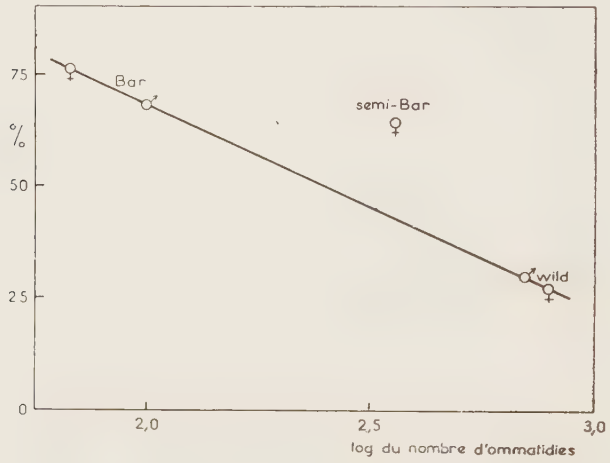

FIGURE 39. — Relation entre le log du nombre d'ommatidies des yeux composés *(abcisses)* et la capacité photopathique moyenne *(ordonnées)*, évaluée par la méthode de l'appareil à choix lumineux. — Cette relation est linéaire pour les génotypes hémizygotes (mâles) et homozygotes (femelles) des souches sauvage et *Bar*. Mais la capacité photopathique moyenne des femelles hétérozygotes semi-*Bar* est plus élevée que le nombre d'ommatidies de leurs yeux ne permettrait de le prévoir.

b) Un autre aspect du phototropisme des *Bar* mérite d'être examiné au point de vue génétique : c'est la capacité photopathique moyenne, évaluée par la méthode de l'appareil à choix lumineux. Le Tableau XVI résume les résultats d'expériences portant sur des Drosophiles possédant divers génotypes : mâles hémizygotes *Bar* et *wild*, femelles hétérozygotes, femelles homozygotes *Bar* et *wild*. D'après ces données, il existe une relation linéaire entre la capacité photopathique et le logarithme du nombre d'ommatidies (Fig. 39).

Pourtant, cette relation ne se vérifie pas dans le cas des femelles hétérozygotes, dont la capacité photopathique est « anormalement » élevée, étant donné le degré de développement de leurs yeux. Voici donc un autre effet qui ne s'explique pas en faisant seulement appel aux variations phénotypiques de l'appareil visuel. On pourrait évidemment invoquer un dysfonctionnement de l'œil composé spécifiquement lié à la mutation *Bar*, quelle que soit son expressivité ; mais cette explication est assez improbable, précisément en raison des relations simples qui unissent le nombre des ommatidies et la capacité photopathique. Tout se passe comme si la forte résistance à la lumière des femelles semi-*Bar* dépendait de la *condition hétérozygote* de la mutation *Bar* ou d'autres facteurs de l'ambiance génétique. Nous retrouverons des phénomènes du même ordre chez d'autres mutants.

En résumé, les faits suivants peuvent être retenus de nos données relatives à la mutation *Bar :*

1° La mutation *Bar* modifie indirectement la sensibilité visuelle globale et la capacité photopathique, en réduisant les yeux composés.

2° Pourtant les hétérozygotes supportent mieux la lumière forte que ne le laisserait prévoir le nombre d'ommatidies de leurs yeux.

3° L'isogénisation confère aux Drosophiles *Bar* des réactions phototropiques semblables à celles de la souche sauvage de référence, à un facteur de sensibilité près. La réactivité photique plus élevée des mutants de la souche originale ne dépend pas de la mutation *Bar,* mais de l'ambiance génétique.

Tableau XVI.

Formule génotypique	Phénotype	Nombre moyen d'ommatidies par œil (élevage larvaire à 25 °C.) *	Capacité photopathique moyenne (p. 100)
B+/B+	♀ sauvage	780	27,5 ± 4,1
B+/.	♂ sauvage	700	30,4 ± 1,6
B+/B	♀ semi-*Bar*	358	64,5 ± 4,9
B/.	♂ *Bar*	100	68,7 ± 2,5
B/B	♀ *Bar*	68	76,7 ± 2,5

* Valeurs empruntées aux données de Sturtevant (1925) et de Seyster (1919)

2° Données relatives à la mutation *yellow.*

Comme nous l'avons montré au Chapitre VII, le phototropisme des mâles *yellow* (en lumière blanche et en lumière de Wood) s'écarte notablement de celui des témoins sauvages. A éclairement égal, l'indice d'attraction finale (G_{40} - G_0) est toujours plus élevé. Le Tableau XVII précise et complète ces données, en ce qui concerne les effets de l'isogénisation.

L'étude statistique des données de ce tableau montre que tous les écarts observés entre l'attraction phototropique des mâles *yellow* et celle des mâles de la souche sauvage de référence sont significatifs : *quel que soit le degré de l'isogénisation,* l'indice d'attraction est toujours plus élevé chez les mâles *yellow,* à égalité d'éclairement.

Chez les femelles la situation est différente : après 31 générations d'isogénisation, les homozygotes *yellow* ne se distinguent pas des animaux-témoins (mâles et femelles) de la souche sauvage. Par contre, les *femelles hétérozygotes* ressemblent étroitement aux mâles *yellow* et se différencient significativement des femelles homozygotes mutantes, ainsi que des Insectes sauvages des deux sexes.

Quelles indications peut-on tirer de ces faits ?

a) En premier lieu, ils confirment que les différences observées entre les mâles *yellow* et les mâles *wild* ne sont pas liées aux variations de la pig-

Tableau XVII.

Date des expériences	Génotype	Nombre de *crossing-over* d'isogénisation	Eclairement	Attraction finale moyenne (cm)	Nombre d'expériences	Nombre total d'insectes en expérience
novembre 1957	♂ *wild*	—	2 lux	+ 5,3 ± 1,3	9	439
	♂ *yellow*	0		+ 11,4 ± 1,4	9	421
novembre 1958 janvier 1959	♂ *wild*	—		+ 9,5 ± 1,4	10	459
	♂ *yellow*	17		+ 14,4 ± 1,2	10	526
janvier 1959	♂ *wild*	—	0,04 lux	+ 12,8 ± 1,1	10	519
	♂ *yellow*	17		+ 18,8 ± 1,1	10	480
mai 1959	♂ *wild*	—		+ 13,4 ± 1,9	3	134
	♂ *yellow*	30		+ 21,7 ± 2,4	3	110
mai 1959	♀ *wild*	—		+ 13.4 ± 1,0	10	478
	♀ *yellow*	31		+ 13,1 ± 1,3	10	510
	♀ hétéro-zygote	31		+ 19,3 ± 1,1	10	452

mentation corporelle et à celles d'une hypothétique sensibilité dermatoptique. Sinon les femelles hétérozygotes (qui ont la pigmentation sauvage) devraient ressembler aux *wild* et les femelles homozygotes *yellow* aux mâles mutants. Or *c'est exactement l'inverse qu'on observe.*

D'ailleurs, l'exaltation du phototropisme chez les mâles *yellow* paraît dépendre plutôt d'une différence de réactivité que d'une différence de sensibilité à la lumière. En observant le comportement général de la souche sauvage de référence et celui de la souche *yellow* dans les flacons d'élevage, on s'aperçoit rapidement que l'activité spontanée des mutants est plus intense que celle des *wild,* de même que leur réactivité à divers stimuli (ébranlements mécaniques, augmentation brusque de l'éclairement, etc...). Dans la situation expérimentale du tube de Viaud, cette différence doit évidemment retentir sur la mobilité moyenne des groupes et sur le degré de l'attraction phototropique finale.

b) Le mécanisme génétique qui conditionne l'exaltation du phototropisme positif chez les mâles *yellow* et les femelles hétérozygotes n'est pas clair. Il s'agit très probablement d'un effet pléiotrope du gène *yellow* puisque l'écart entre les deux souches résiste à 30 générations d'isogénisation.

Pourtant la méthode de l'isogénisation ne permet pas d'exclure absolument l'éventualité de l'action d'un gène si voisin de *yellow* sur le chromosome *X* qu'il en soit pratiquement indissociable par le jeu de *crossing-over* répétés.

En tout cas, le mode d'action du ou des facteurs responsables de l'exaltation du phototropisme des *yellow* demeure problématique, puisque l'effet ne s'observe que chez les animaux porteurs du gène *yellow* en un seul exemplaire (mâles hémizygotes et femelles hétérozygotes). Des expériences nouvelles devront être instituées pour préciser la nature de cette action génétique très particulière.

3° Données relatives à la mutation *vestigial.*

Dès 1918, Mc Ewen avait montré qu'en désailant des Drosophiles de type sauvage, on diminue fortement leur phototropisme positif : le même effet se retrouve chez les mutants alaires, en premier lieu *vestigial.* Nos propres observations sur les mouvements de manège des Insectes désailés et des *vestigial* (Chapitre V) concordent avec les résultats de Mc Ewen, ainsi qu'avec ceux de Ramachandra Rao (1947) sur le phototropisme des Moustiques, pour indiquer que la suppression des ailes rend les Diptères lucifuges.

Ce fait est confirmé en outre par des mesures de la capacité photopathique moyenne d'une souche *vestigial* (non-isogénisée à la souche sauvage de référence). La méthode de l'appareil à choix lumineux montre que cette capacité est très faible : sur 372 mâles, 20 pour 100 seulement demeurent à la lumière au bout de 20 minutes ; sur 389 femelles, la proportion correspondante est de 16,5 pour 100. La différence inter-sexuelle n'est pas significative et l'on peut combiner les valeurs des mâles et des femelles pour obtenir une meilleure estimation du pourcentage vrai : on a ainsi, pour 761 Insectes des deux sexes, une capacité photopathique moyenne de 18,1 $\pm$ 1,4 pour 100.

Pour faire le départ des influences respectives du gène majeur *vestigial* et de l'ambiance génétique, nous avons croisé le mutant *vestigial* avec trois souches sauvages de capacité photopathique très différente. Ce procédé est plus rapide que celui de l'isogénisation et, dans certains cas, il permet d'obtenir des indications du même ordre.

Les modalités et les résultats de ces croisements sont consignés dans le Tableau XVIII. On peut en dégager les faits principaux suivants :

1° Dans tous les cas, la capacité photopathique des hétérozygotes de la F_1 est très supérieure à celle du parent *vestigial.*

2° Dans le croisement A, la capacité photopathique de la F_1 est légèrement supérieure à celle du parent sauvage (« Hiroshima ») ; mais cette différence n'est pas statistiquement significative. Par contre, la capacité photopathique des hétérozygotes est significativement plus élevée que celle des parents sauvages dans le cas des croisements B, C et D.

3° Les différences entre les F_1 réciproques des croisements C et D ne sont pas significatives.

Pour interpréter l'ensemble de ces faits, nous opposerons, une fois encore, les influences du gène majeur à celles de l'ambiance génétique.

a) Le caractère lucifuge des homozygotes *vestigial* est lié à l'effet phénotypique majeur du gène muté, c'est-à-dire à la malformation des ailes. Car les hétérozygotes, dont les ailes sont normales, n'ont pas une capacité photopathique moindre que les homozygotes sauvages, au contraire. D'autre part, des données portant sur la F_2 de ces croisements montrent que la capacité photopathique des homozygotes *vestigial* de cette génération varie (suivant le sexe et l'ascendance sauvage) entre 12,8 et 4,1 pour 100. Elle n'est donc pas supérieure à celle des grands-parents *vestigial,* au contraire.

L'influence indirecte du gène majeur *vestigial* sur la capacité photopathique et le phototropisme de *Drosophila* ne fait donc aucun doute. Il ne s'agit pas d'une action pléiotrope, si l'on s'en rapporte au comportement des animaux désailés de race sauvage. Mais le problème physiologique de la nature des corrélations entre la morphologie alaire et la capacité photopathique demeure entier.

b) L'augmentation de la capacité photopathique des hétérozygotes de la F_1 par rapport à celle des souches parentes sauvages est un processus tout

Tableau XVIII.

Parent sauvage	Génotype des animaux mis en expérience	Capacité photopathique moyenne des ♂	Capacité photopathique moyenne des ♀	Capacité photopathique moyenne des ♂ et ♀ ensemble	Remarques
Croisement A	vg+/vg+ (Hiroshima)	47,8 ± 2,9	49,3 ± 3,4	48,4 ± 2,2	pas de différence inter-sexe
♂ « Hiroshima »	vg /vg+ (hétérozygote)	51,8 ± 4,7	52,5 ± 4,2	52,1 ± 3,1	idem
Croisement B	vg+/vg+ (Champetières)	30,8 ± 1,8	27,5 ± 4,1	30,4 ± 1,6	pas de différence inter-sexe
♂ « Champetières »	vg /vg+ (hétérozygote)	50,5 ± 5,8	45,9 ± 4,8	48,0 ± 3,5	idem
Croisement C	vg+/vg+ (Oregon)	24,8 ± 2,1	46,0 ± 2,2	—	différence inter-sexe
♂ « Oregon R.C. »	vg /vg+ (hétérozygote)	63,6 ± 4.6	71,5 ± 4,3		significative ($P < 0,01$)
Croisement D ♀ « Oregon R.C. » (réciproque du croisement C)	vg /vg+ (hétérozygote)	54,0 ± 5,9	75,5 ± 6,4	—	différence inter-sexe significative ($P = 0,02$)
Croisements C et D ensemble	vg /vg+ (hétérozygote)	59,9 ± 3,6	72,6 ± 3,6	—	différence inter-sexe significative ($P < 0,03$)
(Rappel)	vg/vg	20,0 ± 2,1	16,5 ± 1,9	18,1 ± 1,4	pas de différence inter-sexe

différent, qui rappelle les phénomènes d'*hétérosis* ou vigueur hybride. Dans certaines conditions écologiques, il n'est pas exclu qu'une capacité photopathique élevée puisse conférer un avantage sélectif aux individus qui en sont dotés et représenter un aspect de leur « vigueur ». Nous reviendrons sur ce point au Chapitre suivant.

Selon L'Héritier (1954), la vigueur hybride peut traduire deux phénomènes génétiques différents : l'*hétérosis vraie* ou *transgression*, spécifiquement due à l'état hétérozygote d'un couple d'allèles ; et l'*hétérosis de dominance*, résultant de la formation de « systèmes balancés », dans lesquels l'effet nocif de certaines tares récessives est masqué, chez les hétérozygotes, par l'influence des allèles dominants.

Dans le cas particulier de la capacité photopathique des vg/vg$^+$, une hétérosis vraie semble peu probable : en effet, si la supériorité des hétérozygotes était spécifiquement liée au gène *vg*, on comprendrait mal qu'elle se manifeste à des degrés aussi divers dans les différents croisements que nous avons réalisés. Il semble donc plus plausible d'ensivager une hétérosis de dominance, fondée sur l'état hétérozygote de plusieurs couples de gènes physiologiques, sans liaison nécessaire avec le gène *vestigial*.

c) Un autre argument en faveur de l'hétérosis de dominance peut être tiré de la comparaison des mâles et des femelles. Dans les souches sauvages « Champetières » et « Hiroshima », il n'y a pas de différence de capacité photopathique entre les deux sexes, et il en va de même pour les descendants hétérozygotes. Au contraire, dans la souche « Oregon R.C. », les femelles supportent mieux la lumière que les mâles et cette différence inter-sexuelle se transmet dans une certaine mesure à la F_1. Par conséquent, *les systèmes génétiques qui règlent la capacité photopathique ne sont pas les mêmes dans toutes les souches sauvages*. Chez les « Oregon », certains déterminants semblent influencés par le sexe ; il n'en va pas de même dans les deux autres souches.

*
* *

En terminant ce Chapitre, nous avons clairement conscience d'avoir évoqué bien des problèmes que nous ne sommes pas à même de résoudre pour le moment. En tout cas, l'examen détaillé des données portant sur l'attraction phototropique et la capacité photopathique de divers mutants nous a permis, avant tout, de mieux mesurer la difficulté des problèmes touchant au déterminisme génétique des comportements.

Dans chacun des cas étudiés, nous avons reconnu l'existence d'*interactions entre le gène majeur et l'ambiance génétique*. Chez les mutants *Bar* et *vestigial*, la liaison est évidente entre le phénotype morphologique et les variations du comportement. Au contraire, dans le cas de la mutation *yellow*, les modalités particulières du phototropisme sont indépendantes de la pigmentation corporelle et s'expliquent probablement par un phénomène de pléiotropie.

Par ailleurs, on ne soulignera jamais assez l'importance du rôle de l'ambiance génétique dans le déterminisme des comportements et de leurs variations. Ce fait ressort tout particulièrement de nos expériences sur les mutations *Bar* et *vestigial*. D'autre part, l'existence de souches *sauvages* se différenciant nettement entre elles par leur capacité photopathique élargit au domaine des gènes physiologiques le problème des relations entre la constitution génétique et les modalités des réactions à la lumière chez la Drosophile. Ce phénomène mérite une étude spéciale, dont les résultats préliminaires seront exposés dans le prochain Chapitre.

CHAPITRE XI.

VARIATIONS GEOGRAPHIQUES DE LA CAPACITE PHOTOPATHIQUE DANS DES SOUCHES SAUVAGES ISSUES DE POPULATIONS NATURELLES

Nous avons vu au précédent Chapitre (Tableau XVIII) que des souches sauvages de *D. melanogaster* peuvent présenter entre elles des différences de capacité photopathique parfois considérables. Existe-t-il une relation entre les variations du comportement des animaux dans l'appareil à choix lumineux et l'origine géographique des populations naturelles dans lesquelles ces souches ont été prélevées ? Telle est la question à laquelle nous allons à présent essayer de répondre.

L'intérêt biologique de ce problème est évident : depuis Darwin, on connaît l'importance de l'isolement géographique en tant que facteur de la spéciation. Qu'il s'agisse de caractères morphologiques discontinus ou biométriques, de caractères physiologiques ou de traits de comportement, la discrimination de variations géographiques au sein d'une espèce peut contribuer à l'intelligence du processus évolutif.

Pourtant, chez *Drosophila* on pourrait douter *a priori* de l'existence de variations géographiques. En effet, certaines espèces du genre (et notamment *melanogaster*) doivent être considérées comme « semi-domestiques », comme le font remarquer Timofeeff-Ressovsky (1935) et Teissier (1956) ; car leur propagation à la surface de la Terre est liée, dans une certaine mesure, aux migrations des populations humaines et à leurs activités artisanales.

Timofeeff-Ressovsky a réussi à montrer, cependant, qu'il y a lieu de distinguer, dans le Paléarctique, trois races chez *D. funebris* : suivant les conditions thermiques de l'élevage larvaire, la « vitalité relative » est différente dans les populations méditerranéennes et dans celles de l'Europe septentrionale. La race asiatique est la plus vigoureuse dans toutes les conditions d'élevage, car elle est adaptée au climat continental et supporte des écarts thermiques très importants. Entre les souches typiques des différentes races, il existe des termes de transition.

Pour *D. melanogaster,* les premières indications concernant l'existence de variations géographiques sont dues à L'Héritier (1937) : une souche sauvage capturée à Thiers (Puy-de-Dôme) résiste mieux à l'intoxication arsenicale qu'une souche capturée à Fréjus (Var), même après un an d'élevage au laboratoire dans des conditions identiques.

Mais c'est à G. Teissier et à ses élèves que nous devons les données les plus complètes : depuis 1956, ces auteurs ont établi l'existence de deux races géographiques distinctes chez *melanogaster* par l'étude biométrique de deux caractères liés à la reproduction, dans de nombreuses souches françaises et japonaises. Dans les souches japonaises, les œufs sont plus grands que dans les souches françaises et les ovarioles sont moins nombreux. Le déterminisme héréditaire de ces caractères est polygénique et l'effet combiné des différents gènes est vraisemblablement multiplicatif. Comme le démontrent des expériences en cages à populations, de tels caractères ne résultent pas d'une stabilisation purement fortuite de systèmes alléliques différents, car ils sont sensibles à la sélection naturelle et il est probable qu'ils interviennent dans l'évolution de l'espèce.

1° Matériel biologique.

Notre expérience a porté sur vingt souches sauvages en tout :

a) La souche de laboratoire « Oregon R.C. ».

b) Sept souches asiatiques, en provenance du Japon (« Hiroshima », « Foukouoka », « Nagasaki »), de la Chine méridionale (« Canton-S »), du Turkestan (« Samarkande »), de l'île de Java (« Djokjakarta ») et du Moyen-Orient (« Israël »).

c) Neuf souches capturées en Europe Occidentale (« Edimbourg », « Halwood », « Nettlebed », « Dublin » aux Iles Britanniques ; « Colmar », « Champetières », « Nice », « Banyuls-06 » et « Corse » en France).

d) Une souche originaire du Maroc, une de Floride, une du Transvaal du Nord.

La Figure 40 montre la répartition géographique des populations naturelles dans lesquelles toutes ces souches ont été prélevées.

Sauf « Oregon », aucune d'entre elles n'avait fait l'objet d'un *inbreeding* strict. Au contraire, elles avaient été entretenues au laboratoire par une technique de repiquage massif leur conférant un degré maximum d'exogamie.

Les animaux destinés aux expériences ont été élevés sur un milieu nutritif à la farine de maïs, à la température constante de 25 °C. Les mâles ont été séparés des femelles à l'éclosion et mis en expérience à l'âge de 7 ± 1 jours.

2° Protocole expérimental.

Dans cette expérience, nous avons utilisé l'appareil à choix lumineux décrit plus haut (Introduction Générale). Les essais avaient lieu en chambre noire, à la température d'élevage, entre 13 et 18 heures, sur des mâles préalablement adaptés à l'obscurité complète pendant 30 minutes au moins. Ils consistaient simplement à enregistrer à des intervalles de temps réguliers la répartition des Drosophiles entre le compartiment éclairé et le compartiment obscur de l'appareil. Dans ces conditions, on observe de façon constante, dans toutes les souches, une migration graduelle vers la plage obscure. Ce phénomène a déjà été décrit à propos de la souche « Oregon » (voir Chapitre V, Fig. 30).

Comme dans les expériences précédemment relatées (Chapitres V, VII, VIII et X), la capacité photopathique moyenne d'un échantillon a été évaluée par le pourcentage d'animaux qui se trouvent sur la plage illuminée au bout

FIGURE 40. — Origine géographique des souches sauvages de *D. melanogaster* utilisées pour l'étude des variations de la capacité photopathique moyenne. — *Ore,* Oregon ; *Fl,* Floride ; *Ma,* Maroc ; *Du,* Dublin ; *Ed,* Edimbourg ; *H,* Halwood ; *N,* Nettlebed ; *Ba,* Banyuls ; *Col,* Colmar ; *Ch,* Champetières ; *Ni,* Nice ; *Cor,* Corse ; *N-Tr,* Nord-Transvaal ; *Is,* Israël ; *Sa,* Samarkande ; *Dj,* Djokjakarta ; *Ca,* Canton ; *Na,* Nagasaki ; *Fo,* Foukouoka ; *Hi,* Hiroshima.

de 20 minutes. Les valeurs caractéristiques de chacune des souches ont été obtenues en calculant le pourcentage combiné de tous les lots expérimentaux, dont le nombre a varié de 1 à 11 suivant les souches.

3° Résultats.

Les données numériques relatives à cette expérience sont consignées dans le Tableau XIX. La Figure 41 illustre les relations existant entre la capacité photopathique moyenne de chacune des souches et l'origine géographique des populations dans lesquelles elles ont été prélevées. D'après cette Figure, l'existence d'un effet de latitude est évidente, tant pour les populations extrême-orientales que pour celles de l'Europe occidentale : dans les deux cas, la capacité photopathique tend à diminuer du Nord au Sud.

Le calcul statistique confirme ces données pour l'ensemble des souches. L'indice non-paramétrique de corrélation partielle de Kendall permet même de dissocier l'effet de la latitude et celui de la longitude et de montrer que l'une et l'autre influencent la valeur de la capacité photopathique moyenne. Si x est la latitude, y la longitude et z la capacité photopathique, on obtient les corrélations partielles suivantes :

$\tau_{yz.x} = + 0{,}37$ mesure l'*effet de longitude*, l'influence de la latitude étant neutralisée.

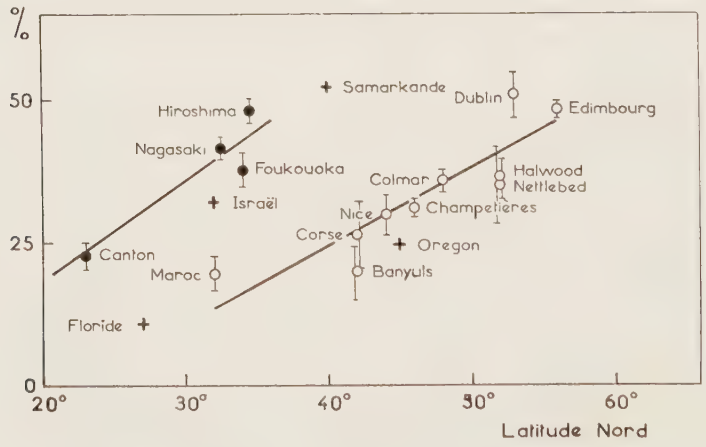

FIGURE 41. — Relation entre la capacité photopathique moyenne *(ordonnées)* et la latitude d'origine *(abcisses)*, dans des souches de l'Hémisphère Nord. Les *points noirs* désignent les souches de l'Extrême-Orient (entre 110° et 130° de Longitude Est) ; les *points blancs*, des souches occidentales (entre 10° de longitude Ouest et 10° de longitude Est) ; les *croix* représentent des souches originaires des autres contrées. — Les lignes se rapportent exclusivement aux souches d'Extrême-Orient d'une part, aux souches occidentales d'autre part. — La dispersion des points expérimentaux correspond à ± 1 écart-type de la proportion qui mesure la capacité photopathique moyenne.

Tableau XIX.

Souches	Nombre total d'animaux mis en expérience	Capacité photopathique moyenne (en p. 100)	Latitude d'origine (approximative)	Longitude d'origine (approximative)
Oregon R.C.	412	24,8 ± 2,1	45° N	119°-126° W (de Paris)
Edimbourg	1083	47,9 ± 1,5	56° N	5,5° W
Dublin	154	50,5 ± 4,0	53° N	8,5° W
Halwood	175	36,0 ± 3,6	52° N	3,5° W
Nettlebed	49	34,7 ± 6,8	52° N	3,5° W
Colmar	569	35,5 ± 2,0	48° N	5° E
Champetières	814	30,8 ± 1,6	46° N	1,5° E
Nice	157	29,5 ± 3,6	44° N	5° E
Banyuls-06	72	19,5 ± 4,7	42° N	1° E
Corse	54	26,0 ± 6,0	42° N	7° E
Samarkande	325	52,0 ± 2,8	40° N	65° E
Hiroshima	524	47,8 ± 2,2	34,5° N	130° E
Foukouoka	271	37,6 ± 2,9	34° N	128° E
Nagasaki	554	41,3 ± 2,1	32,5° N	127,5° E
Israël	132	31,8 ± 4,0	32° N	33° E
Maroc	161	19,5 ± 3,1	32° N	6°-12° W
Floride	233	10,8 ± 2,0	27° N	83°-85° W
Canton-S	293	22,6 ± 2,4	23° N	111° E
Djokjakarta	100	16,0 ± 3,7	8° S	108° E
Nord-Transvaal	135	11,1 ± 2,7	23° S	24°-28° E

$\tau_{zx.y} = + 0{,}55$ mesure l'*effet de latitude*, l'influence de la longitude étant neutralisée (1).

L'existence d'une *variation géographique de la capacité photopathique moyenne* ne fait donc aucun doute : dans l'Hémisphère boréal (d'où proviennent la quasi-totalité des souches étudiées), la capacité photopathique moyenne décroît du Nord au Sud et d'Est en Ouest, depuis l'Extrême-Orient vers l'Amérique du Nord. S'agit-il d'un simple gradient géographique ou bien sommes-nous en présence de deux ou de plusieurs races, relativement isolées les unes par rapport aux autres ? Etant donné le nombre peu élevé des souches étudiées et leur distribution géographique irrégulière, il serait prématuré d'en décider.

Pour le moment, nous nous bornerons à considérer l'existence de variations géographiques dans les réactions à la lumière de *Drosophila melanogaster* comme un fait d'expérience susceptible de poser des problèmes biologiques intéressants, en particulier celui du rôle des variations des comportements dans l'évolution des espèces animales.

---

(1) La distribution de l'indice de corrélation partielle de Kendall n'est pas connue, et il n'est pas possible d'estimer l'erreur d'échantillonnage de cette statistique (Siegel, 1956). Dans le cas particulier qui nous occupe, les valeurs correspondantes du coefficient de corrélation partielle paramétrique de Pearson seraient les suivantes :

$$r_{yz \cdot x} = + 0{,}66 \text{ (effet de longitude)}$$
$$r_{zx \cdot y} = + 0{,}78 \text{ (effet de latitude).}$$

Ces deux valeurs sont largement significatives. Mais le calcul de r n'est pas légitime dans ce cas, car les distributions utilisées ne sont pas normales (notamment celle de la longitude). Aussi ne donnons-nous ces valeurs qu'à titre indicatif.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le caractère le plus inattendu du phototropisme de *Drosophila melanogaster* est sans doute sa grande complexité. Le comportement global des Drosophiles dans un champ lumineux comprend non seulement des phases alternantes de phototropisme positif et de phototropisme négatif, mais aussi des périodes d'activité locomotrice non-orientée, vraisemblablement endogène, qui peuvent être considérées comme de l'exploration.

L'activité exploratrice mérite une étude spéciale, qui n'a pas sa place dans ce travail, mais dont l'intérêt ne doit pas être méconnu. Elle constitue en effet un aspect important du comportement naturel des Insectes, ainsi qu'en témoignent les recherches de Darchen (1955) sur la Blatte germanique. Comme le note justement cet auteur, si l'étude des tropismes est parfois si déroutante, c'est parce qu'ils sont « pénétrés de tendance exploratrice », laquelle est « un drive imprégnant le comportement animal le plus élémentaire ».

L'exploration est une activité de remplissage, un fond continu sur lequel viennent se greffer les actions et réactions spécifiques, et qui toujours interfère avec elles. Si le rôle de l'activité exploratrice dans la phase initiale des actes instinctifs complexes (comportement appétitif) et dans les processus d'apprentissage topographique est bien connu à présent, en revanche on ne sait presque rien des modalités de son intervention dans les tropismes. N'y aurait-il entre l'exploration et les réactions tropistiques que des rapports d'interférence, comme c'est le cas pour le géotropisme des Blattes (Darchen) ou pour le phototropisme des Drosophiles, la connaissance de ces rapports permettrait une meilleure compréhension des tropismes. Mais on peut même envisager des relations plus organiques entre l'activité exploratrice et certaines réactions pseudo-tropistiques, essentiellement caractérisées par la recherche d'un « preferendum » : par exemple, le thermotropisme et l'hygrotropisme. En somme l'exploration est une des formes d'activité les moins différenciées, c'est pourquoi son intérêt est fondamental.

En ce qui concerne la conception du phototropisme intégral (c'est-à-dire exempt de toute interférence avec l'activité exploratrice), une controverse divise toujours les spécialistes.

Pour Viaud (1949, 1951), les tropismes comportent un aspect *primaire* (par exemple le phototropisme positif) qui se fonde sur l'organisation polarisée *permanente* du corps : les gradients métaboliques axiaux, la polarité neuro-sensorielle et locomotrice sont des manifestations de cette organisation au même titre que la polarité de réaction. Les réactions primaires sont gouvernées par la loi du maximum d'excitation et ne sont pas adaptatives. Le galvanotropisme cathodique, le géotropisme ascensionnel, le rhéotropisme anadromique sont des réactions primaires typiques. Quant aux réactions dites négatives, ce sont, d'après Viaud, des réponses *secondaires* ou « *pathies* », sans rapport immédiat avec la polarité organique, mais dépendant avant tout d'une stimulation excessive des récepteurs sensoriels (ou même de l'ensemble du corps, dans le cas du galvanotropisme). Elles conduisent l'animal dans la position du minimum d'excitation et, de ce fait, peuvent être considérées comme des comportements adaptatifs. Dans certains cas, elles semblent liées à l'intégrité des centres nerveux et disparaissent quand ceux-ci sont lésés. Le phototropisme négatif, le galvanotropisme anodique, le rhéotropisme catadromique seraient des réponses secondaires, ainsi que certains « pseudo-tropismes » (thermotropisme et hygrotropisme notamment).

D'autres auteurs sont loin de partager ce point de vue. Ainsi Richard (1960) se refuse à « finaliser la réaction négative ». Pour lui, les réponses tropistiques positives et négatives sont identiques au signe près ; elles ne sont adaptatives ni les unes ni les autres. Pour expliquer le changement de sens des mouvements tropistiques, Richard invoque une polarité organique dont la nature est inconnue, mais qui est entièrement distincte de la polarisation morpho-physiologique du corps (métabolique, neuro-sensorielle, locomotrice), puisqu'elle est capable de s'inverser à certains moments de l'ontogénèse, ou même de façon périodique (chez les Animaux présentant des tropismes alternants). Rappelons que cette idée d'une polarité fluctuante avait déjà été émise en 1940 par Bohn, qui la considérait comme seule capable de rendre compte des changements de sens des tropismes.

Quels éléments positifs l'étude du phototropisme de *Drosophila melanogaster* apporte-t-elle à cette controverse ?

a) La vitesse des trajets positifs et celle des trajets négatifs ne suivent pas les mêmes lois de variation en fonction de l'éclairement. Cet argument, déjà invoqué par Viaud à propos du phototropisme des Daphnies, ne nous semble pas suffisant pour conclure à une différence de nature entre les deux sortes de parcours tropistiques.

Chez la Drosophile, en effet, il semble que cette divergence s'explique simplement par la situation anatomique différente des organes photorécepteurs responsables de la cinèse (ocelles) et de l'inhibition (yeux composés) [1].

b) Un autre fait semble beaucoup plus significatif pour la caractérisation différentielle du phototropisme positif et du phototropisme négatif. Quand l'excitation centrale est renforcée sous l'effet d'ébranlements mécaniques, les réactions photopositives sont activées : elles augmentent en vitesse et en rectitude. Au contraire, les réactions photonégatives tendent à se dénaturer et même à disparaître. Ehrlich (1943) a observé de même chez la Blatte américaine que les agents qui sensibilisent le phototropisme positif désensi-

(1) Cf. Chapitre IX.

bilisent le phototropisme négatif. Ce fait semble bien pouvoir s'interpréter en faveur de la conception de Viaud, pour qui les réponses positives sont primaires par rapport aux réponses négatives.

c) Comme en témoignent les courbes de la Figure 33 (Chapitre VIII), le phototropisme positif peut être caractérisé comme un *comportement à maximum* (au sens de Viaud) car le degré moyen de l'attraction phototropique des animaux en groupe croît avec l'éclairement, entre un seuil et un maximum réactionnels ; il décroît pour des éclairements plus intenses, sous l'influence conjuguée de la photo-inhibition et d'un facteur limitant la durée des périodes individuelles de phototropisme positif, la capacité photopathique. Tout porte donc à croire que les réactions phototropiques positives de la Drosophile obéissent à la loi du maximum d'excitation ; il n'y a aucune raison de les considérer comme intrinsèquement adaptatives.

d) En revanche, nos données expérimentales ne nous permettent pas d'ignorer la nature adaptative du phototropisme négatif. Cette notion est implicitement contenue dans celle de la capacité photopathique, dont l'existence a pu être établie chez la Drosophile par plusieurs preuves expérimentales convergentes : plus l'excitation lumineuse est intense (ou plus elle se prolonge), plus les Insectes tendent à s'y soustraire (Chapitre V).

Il faut d'ailleurs remarquer que, chez la Drosophile, le phototropisme négatif n'a pas ce caractère de fuite irrépressible qu'il semble revêtir chez d'autres formes animales (par exemple les Daphnies ou certaines Planaires). En effet, si l'excitation générale est suffisante et la lumière point trop intense, il peut être remplacé par du phototropisme positif (voir Chapitre IV). Ces faits suggèrent que le phototropisme négatif de la Drosophile consiste plutôt dans la recherche de conditions optimum d'illumination que dans l'évitement d'un éclairement absolument intolérable.

Bref, tous les faits que nous venons de rappeler nous inclinent à penser que la conception des tropismes de Viaud est celle qui s'applique le mieux au cas du phototropisme alternant de la Drosophile. L'hypothèse de Richard, qui tente d'expliquer les changements de sens du tropisme par les oscillations de la polarité réactionnelle ne repose à notre connaissance sur aucune preuve expérimentale ; elle paraît surtout dictée par le souci d'éviter toute interprétation finaliste des comportements tropistiques. Une telle préoccupation est la garantie d'une grande objectivité dans la conduite du travail expérimental. Mais, au stade de l'interprétation et de la formulation de nouvelles hypothèses, elle ne nous paraît pas féconde.

Allons plus loin, car ni le phototropisme, ni aucun autre tropisme ne sont de pures abstractions. Dans le milieu naturel des Animaux, ces réactions s'insèrent normalement dans leur activité instinctive : elles prennent alors une valeur adaptative *extrinsèque* qui dépend du comportement dans lequel elles sont intégrées. Cela est vrai non seulement pour les pathies, mais aussi pour les tropismes véritables. Pour s'en convaincre, il suffit d'évoquer, par exemple, le rôle déterminant que jouent le phototropisme positif et le géotropisme ascensionnel dans l'essaimage des Termites (Grassé, 1942). Et Richard (1950) a bien montré qu'il existe une corrélation frappante entre le signe du phototropisme et le développement ontogénique chez le Termite à cou jaune : les larves de cette espèce sont franchement photonégatives ; peu avant la mue imaginale qui précède l'essaimage, leur phototropisme s'inverse et devient positif. Parallèlement, le géotropisme ascensionnel se développe. Dans le cadre du comportement d'essaimage et de reproduction, le phototropisme et le géotropisme exercent donc une fonction biologique parfaitement déterminée.

La complexité du phototropisme de la Drosophile, comparé à celui des Animaux inférieurs, dépend de certaines conditions anatomo-physiologiques que nous rappellerons brièvement.

Le système nerveux des Insectes, en particulier celui de la Drosophile (Power, 1943, 1948) présente une organisation morphologique très hautement différenciée. Par rapport à celui des Invertébrés inférieurs, il est surtout remarquable par sa centralisation et sa céphalisation très accentuées.

Ce perfectionnement structural va de pair avec une plus grande complexité de fonctionnement. Chez les Insectes, la physiologie des centres nerveux est encore peu avancée; on sait pourtant, depuis les travaux de Rœder (1953), que les ganglions nerveux sont le siège d'une activité rythmique spontanée, même quand ils sont isolés. Des données récentes de Burtt et Catton (cités d'après Richard, 1959) indiquent aussi que des variations rapides de l'éclairement ambiant engendrent, chez le Criquet, des trains d'impulsions nerveuses décelables au niveau de la chaîne ganglionnaire ventrale.

En outre, l'étude des conditions neuro-sensorielles du phototropisme suggère fortement qu'il existe dans le système nerveux des Insectes un dispositif *fonctionnellement* comparable à celui de la formation réticulaire du tronc cérébral des Vertébrés (Magoun, 1960) : tout indique, en effet, que la réactivité spécifique (phototropique, géotropique) dépend du niveau de l'excitation nerveuse centrale. Si ce niveau est insuffisant, l'animal reste immobile ou se livre à son activité exploratrice. Mais si des stimuli *banals* excitent les organes de stimulation, les afférences correspondantes augmentent l'excitation centrale et facilitent la réalisation de comportements spécifiques.

Deux questions se posent alors :

1° Le dispositif assurant la vigilance chez les Insectes est-il anatomiquement localisable, comme la formation réticulaire des Vertébrés ? Ou bien l'ensemble du système nerveux central est-il le siège d'une activité électrique permanente, dont le niveau dépend, à tout moment, des afférences délivrées par les organes de stimulation ? Sur ce point, il faut laisser la parole aux neurophysiologistes et souhaiter qu'ils prennent de plus en plus conscience de l'intérêt d'une comparaison entre les Insectes et les Vertébrés.

2° Le « mécanisme taxique commun » postulé par Vowles (1954), dans un mémoire sur les transpositions photogéoménotactiques chez les Fourmis, ne se confond-il par tout simplement avec la fonction vigile ? Cela revient à s'interroger sur le degré de spécificité de ce mécanisme ; pour le connaître, il faudrait rechercher si l'effet facilitant des afférences banales se limite aux tropismes, ou bien s'il s'étend à des comportements de nature différente, par exemple des réactions perceptives ou des actes instinctifs. Chez la Drosophile, l'activité des mâles dans le comportement sexuel pourrait notamment être avantageusement étudiée de ce point de vue, qui intéresse à la fois les généticiens et les zoopsychologues.

Qu'il s'agisse d'un mécanisme taxique commun ou d'une fonction de vigilance encore plus banale, le système activé par les organes de stimulation constitue, en tout cas, *le fondement physiologique de la recherche du maximum d'excitation :* plus les afférences non-spécifiques sont importantes, plus le comportement des Drosophiles dans un champ de lumière orientée s'épure de toute activité exploratrice et tend vers un phototropisme positif intégral. Dans ces conditions, il est permis de se demander si la loi du maximum d'excitation se réfère à la recherche d'un maximum de stimulation périphérique spécifique ou d'excitation centrale banale. Dans le cas du phototropisme de la Drosophile, la réponse à cette question n'est pas facile à donner, car les yeux composés (organes de photostimulation spécifique) comme les ocelles

frontaux (organes de photostimulation banale) sont situés au pôle antérieur du corps. Le rôle de la lumière dans le phototropisme de la Drosophile n'est donc pas univoque, car elle fait à la fois office de stimulus adéquat et d'excitant banal.

L'importance de l'excitation centrale dans le phototropisme des Insectes doit être rapprochée de certains effets de *sensibilisation* et de *désensibilisation* à la lumière, observés depuis fort longtemps chez de nombreux organismes aquatiques, sous l'action de substances chimiques en solution dans le milieu. Rose a mis la question au point en 1929 ; il signale notamment que le phototropisme positif de divers petits Crustacés d'eau douce peut être considérablement renforcé par l'addition de gaz carbonique, ou de différents acides et alcools dilués, à l'eau où nagent les animaux. Par contre, chez les nauplii de Balanes, le permanganate de potasse, l'acétone, l'acide picrique abolissent l'attraction par la lumière. On a même signalé chez *Cypridopsis* (Ostracodes) la sensibilisation du phototropisme positif par des ébranlements mécaniques, comme chez *Drosophila* (Towle, 1900) (1). Mais la nature de tous ces phénomènes demeure encore inexpliquée. Ne peut-on concevoir que les agents qui sensibilisent le phototropisme positif exercent sur les centres nerveux un effet de stimulation banale, tandis que les agents désensibilisateurs ont au contraire une influence dépressive ? Cette hypothèse simple mérite d'être soumise à la vérification expérimentale.

Comme nous l'avons dit (Chapitre VIII), la disparition de la sensibilité photique diffuse de type « dermatoptique » ne semble guère douteuse chez les Insectes. Peut-être subsiste-t-elle chez certaines larves dont le tégument est mince et relativement translucide, mais cela n'est encore démontré par aucune expérience absolument probante. D'ailleurs, il semble bien que la sensibilité dermatoptique se rencontre uniquement chez les organismes aquatiques (Viaud, 1960), ce qui exclut la grande majorité des Insectes.

Les travaux de Viaud sur le phototropisme d'Animaux aquatiques inférieurs (Cladocères, Rotifères, certaines Planaires) ont montré que l'aspect fondamental du phototropisme, qu'il appelle « impulsion photocinétique primaire », résulte, chez ces formes, de l'excitation du sens dermatoptique. Les yeux, quand ils sont présents, exercent des fonctions moins essentielles : sensibilisation à de faibles éclairements, orientation axiale précise et photoinhibition. D'après nos données, *les mêmes fonctions peuvent être assignées aux yeux composés des Insectes, tandis que l'impulsion photocinétique dépend des ocelles frontaux.*

L'évolution de la photoréception, dans ses relations avec le phototropisme, s'effectue donc chez les Insectes grâce au relais fonctionnel du sens dermatoptique par les ocelles. Ainsi, comme dans bien d'autre cas, *la fonction de photostimulation a précédé sa différenciation organique au cours de l'évolution des espèces.*

---

(1) Un travail récent de Rimet (1960) semble confirmer l'existence d'une sensibilisation mécanique du phototropisme positif chez les Crustacés. L'auteur étudie les mouvements phototropiques de Daphnies (*D. pulex*) dans un tube de Viaud modifié : les animaux peuvent être maintenus en un point donné du champ lumineux grâce à une pompe à main réversible qui crée dans le tube des courants d'eau s'opposant à leur progression. Dans ces conditions très particulières, les Daphnies sont généralement *photopositives en permanence*. L'auteur attribue cet effet à l'élimination du rôle du gradient lumineux. A notre avis, il s'agit plutôt d'une sensibilisation du phototropisme positif sous l'action des excitations mécaniques causées par les courants d'eau.

Pourtant le processus n'est pas général, car bon nombre d'Insectes sont dépourvus d'ocelles. Mais ce fait suggère précisément des expériences comparatives sur le phototropisme et l'évolution de la photoréception qui pourraient présenter un grand intérêt biologique.

Les recherches entreprises sur les conditions génétiques du phototropisme et de ses variations chez la Drosophile ont un caractère introductif et nous ont permis de poser trois problèmes principaux :

1° En premier lieu, on pouvait se demander si les variations héréditaires des comportements des Animaux s'effectuent toujours par l'intermédiaire de modifications structurales, ou bien si leur déterminisme génétique est parfois direct. Cette seconde éventualité ne doit pas être rejetée d'emblée. En effet, si l'intervention du phénotype morphologique est évidente dans le phototropisme ou la capacité photopathique de certains mutants de la Drosophile (*Bar, vestigial*) le cas des *yellow*, celui des diverses souches sauvages, sont en faveur de l'existence d'un *phénotype comportemental*. On voit mal, cependant, comment une telle notion pourrait être irréfutablement démontrée : la possibilité de variations structurales minimes ou cachées subsistera toujours.

2° Les variations du comportement sont-elles déterminées par l'action pléiotrope de gènes majeurs ou par celles d'un système multifactoriel ? Nous pensons avoir montré que ces deux sortes d'influences existent, parfois conjointement. Il resterait à définir, par des expériences de croisement portant sur quelques cas bien choisis, la nature exacte des mécanismes génétiques impliqués, ainsi que la part de la variabilité héréditaire imputable aux gènes majeurs et à l'ambiance génétique.

3° En tant que caractère héréditaire quantitatif, la capacité photopathique présente deux propriétés intéressantes : a) Chez certains mutants (*Bar, vestigial*) elle donne lieu, très probablement, à des phénomènes d'hétérosis. — b) Dans les souches sauvages issues de populations naturelles, elle est sujette à des variations géographiques d'une ampleur considérable.

Ces faits laissent pressentir que la capacité photopathique détient une *valeur sélective*, probablement en rapport avec certaines conditions écologiques, climatiques ou autres. Par suite, il faudra vérifier expérimentalement si les réactions à la lumière interviennent dans la sélection naturelle chez *Drosophila melanogaster*, de quelle manière et à quels stades de l'ontogénèse. Plus généralement, il sera intéressant de rechercher dans quelle mesure des variations du comportement (en dehors de l'activité reproductrice dont le rôle est connu) sont susceptibles de contribuer à l'évolution des espèces animales.

RESUME ANALYTIQUE DES PRINCIPAUX RESULTATS

A. — ANALYSE DU COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE.

1° Le phototropisme de l'imago de *Drosophila melanogaster* est polyphasique, c'est-à-dire qu'il se compose de phases alternantes d'attraction et de répulsion par la lumière. Cependant toutes les allées et venues des Insectes dans le champ lumineux ne sont pas de nature phototropique : il s'y mêle des trajets d'exploration, objectivement caractérisables par leur très faible amplitude et leur fréquence élevée. Quand l'énergie lumineuse augmente, le comportement global tend vers un phototropisme polyphasique intégral, exclusif de toute activité exploratrice.

Celle-ci est intense en lumières monochromatiques de grande longueur d'onde, beaucoup moins prononcée à l'autre extrémité du spectre visible. Elle passe par un minimum pour les radiations de 490 mμ, qui donnent lieu au phototropisme le plus typique.

2° Selon le pouvoir excitant de la lumière expérimentale (blanche ou monochromatique), l'adaptation des animaux, après séjour à l'obscurité, se marque dans leur comportement soit par une augmentation graduelle de l'amplitude et de la vitesse des parcours photopositifs, soit par une période initiale d'immobilité.

3° En lumière blanche, entre 10 lux et 30.000 lux, la vitesse des parcours photopositifs croît linéairement avec le logarithme de l'éclairement (loi de Weber-Fechner). La vitesse des parcours négatifs suit une loi de variation différente (Fig. 10).

En lumières monochromatiques visibles d'égale énergie, la vitesse de locomotion, dans les deux sens, est maximum à 490 mμ.

4° La photo-inhibition est un phénomène caractéristique du phototropisme de la Drosophile. Elle se marque surtout par l'allongement de la durée des arrêts (Fig. 19), mais également par le ralentissement de la locomotion. En lumière blanche, elle croît avec l'éclairement (Fig. 23). En lumières monochromatiques, elle est très prononcée dans le vert (540 mμ), le violet (420 mμ) et l'ultra-violet de Wood (366 mμ). Elle est beaucoup plus faible dans le bleu (490 mμ) et dans les grandes longueurs d'onde du visible (590 - 690 mμ) (Fig. 24).

5° La précision de l'orientation axiale dépend de l'intégrité et du degré de développement des yeux composés, car des animaux éborgnés ou naturellement borgnes exécutent des mouvements de manège ; et des mutants *Bar* décrivent, sur un plan horizontal, des trajets plus sinueux que les Insectes de type sauvage, dont les yeux sont normaux.

6° Il faut faire appel à cinq *facteurs de comportement* pour rendre compte des différents aspects du phototropisme de l'imago de *Drosophila melanogaster* (Fig. 31).

Les allées et venues dans le champ lumineux dépendent pour une part de la *tendance exploratrice*, mais le phototropisme polyphasique *intégral* s'explique par l'intervention de deux facteurs : 1° la *tendance photopositive primaire*, qui conditionne le degré de la photoréactivité en sens positif ; 2° la *capacité photopathique* (Viaud, 1948) qui limite la durée des phases positives. Ces deux facteurs commandent aussi les changements de sens des mouvements de manège chez les animaux borgnes.

Les variations de la vitesse de locomotion sont réglées conjointement par deux facteurs indépendants, la *photocinèse* et la *photo-inhibition*.

Les variations de la précision de l'orientation axiale résultent d'un antagonisme entre la tendance exploratrice et la tendance photopositive primaire.

7° L'existence d'un *effet de groupe* dans les réactions des Drosophiles à la lumière est très improbable.

B. — CONDITIONS NEURO-SENSORIELLES ET GENETIQUES DU PHOTOTROPISME.

8° Pour que le phototropisme de la Drosophile puisse s'actualiser, un *niveau d'excitation centrale* suffisant doit être atteint, qui dépend d'afférences non-spécifiques fournies par des *organes de stimulation*.

9° Au nombre de ces organes, on compte notamment les *ocelles frontaux* et certains mécanorécepteurs (non-identifiés).

a) Dans les conditions habituelles de nos expériences, le vernissage de tous les ocelles supprime les mouvements phototropiques.

b) Pourtant, l'excitation vicariante des mécanorécepteurs peut permettre le déplacement vers la source lumineuse d'un certain nombre d'animaux opérés, avec une vitesse qui varie en raison inverse du nombre d'ocelles aveuglés (Fig. 32).

c) Chez les animaux intacts soumis à des stimuli mécaniques, il s'effectue une *sommation hétérogène* des excitations d'origine ocellaire et des excitations vibratoires ; dans ces conditions, le recrutement photopositif, ainsi que la vitesse et la rectitude des trajets orientés vers la lumière, atteignent des valeurs exceptionnellement élevées. Par contre, la photo-indifférence et le comportement explorateur tendent à disparaître. Les parcours photonégatifs sont moins fréquents et moins bien orientés.

d) Réciproquement, il est possible de montrer que les afférences ocellaires entretiennent l'excitation centrale dans des comportements sans rapport nécessaire avec le stimulus lumineux. Ainsi, dans un environnement fortement éclairé, le *géotropisme ascensionnel* est activé par les afférences ocellaires : car la vitesse moyenne de grimpée des individus aux ocelles laqués est inférieure à celle de témoins pseudo-opérés.

Tous ces faits confirment l'existence d'un *mécanisme tropistique* (ou *taxique*) *commun à plusieurs sensibilités*, conformément à l'hypothèse de Vowles (1954). L'impulsion photocinétique primaire (résultant de l'action de la tendance photopositive primaire et de la photocinèse) est la manifestation de ce mécanisme dans le cas particulier du phototropisme.

10° La sensibilité spectrale des ocelles n'est pas connue chez la Drosophile. Mais il est très probable qu'elle présente un maximum vers 490 mμ, correspondant au maximum spectral de la tendance photopositive primaire et de la photocinèse. Cette valeur est d'ailleurs en bon accord avec les données électrophysiologiques de Goldsmith et Ruck (1957), concernant l'Abeille et la Blatte américaine.

11° L'œil composé de la Drosophile n'exerce pas de fonctions de stimulation centrale comparables à celles des ocelles frontaux et des mécanorécepteurs : dans un environnement fortement éclairé, la géocinèse ascensionnelle est aussi rapide chez des mutants aux yeux réduits (souche *Bar* isogénisée) que chez des Insectes de type sauvage, aux yeux normalement développés.

12° D'autres expériences comparatives portant sur une souche sauvage de référence et sur une souche *Bar* isogénisée démontrent les faits suivants :

a) Les yeux composés sensibilisent les Drosophiles à de très faibles éclairements : en lumière blanche, le seuil absolu de l'attraction phototropique est cent fois plus élevé chez les *Bar* que chez les *wild* (Fig. 33).

b) Les yeux composés perçoivent la lumière ultra-violette (366 mμ) : dans des conditions de stimulation modérée (20 ergs/s/cm²), l'attraction phototropique est beaucoup plus intense chez les *wild* (Fig. 35).

c) La capacité photopathique moyenne (mesurée à l'aide d'un appareil à choix lumineux) dépend de la surface sensible des yeux composés : elle est inversement proportionnelle au logarithme du nombre d'ommatidies (Fig. 39).

13° Les yeux composés assurent également la fonction d'orientation axiale (cf. § 5). Or la rectitude des trajets effectués sur un plan horizontal, en lumière monochromatique parallèle, est maximum pour les radiations du milieu du spectre visible (540 mμ, Fig. 36) et celles de l'ultra-violet de Wood (366 mμ ?). On peut en conclure que la *sensibilité spectrale* des yeux composés présente deux maxima, l'un dans le vert, l'autre dans l'ultra-violet proche.

14° Il résulte de ces données que la photo-inhibition aussi s'exerce par voie oculaire : car ses maxima spectraux coïncident avec ceux de la sensibilité des yeux composés (cf. § 4).

15° L'existence d'une photosensibilité extra-oculaire diffuse de type « dermatoptique » est très improbable chez les Insectes à l'état imaginal (Tableau XIII). En tout cas, le sens dermatoptique n'intervient pas dans le phototropisme de la Drosophile : car le seuil absolu de l'attraction phototropique est le même pour la souche sauvage de référence et pour une souche isogénisée du mutant *yellow* (pigmentation corporelle plus claire), même si les yeux sont réduits, dans les deux souches, par la mutation *Bar* (Fig. 33).

16° De toutes ces données sur le rôle des organes photorécepteurs dans le phototropisme de la Drosophile, on peut tirer les conclusions suivantes :

a) Les ocelles frontaux exercent principalement des *fonctions non-spécifiques de stimulation centrale*, en relation avec la photocinèse, la tendance photopositive primaire et la tendance exploratrice.

b) Les yeux composés exercent de *multiples fonctions spécifiques*, en relation, notamment, avec la capacité photopathique, la photo-inhibition et l'orientation axiale.

c) Mais il faut insister sur l'interdépendance et la coopération des ocelles et des yeux : chez la Drosophile, l'intégration des afférences ocellaires et des afférences oculaires est telle que le phototropisme ne peut normalement s'actualiser quand on aveugle l'un quelconque des deux systèmes photorécepteurs. La situation est différente chez des organismes moins élevés en organisation, y compris des Insectes d'un niveau zoologique inférieur (vicariance possible entre les yeux et les ocelles ou le sens dermatoptique).

17° Les variations du phototropisme et de la capacité photopathique entre diverses souches sauvages et mutantes ont été étudiées au point de vue de la nature de leurs déterminants génétiques : gènes majeurs et gènes physiologiques.

18° La *constance héréditaire* du degré de l'attraction phototropique est démontrée sur la souche sauvage « Champetières », élevée à l'état d'exogamie pendant plus de 60 générations (Tableau XV).

19° Des différences héréditaires dans le degré de l'attraction phototropique ont été mises en évidence entre des souches isogénisées ne différant théoriquement que par la présence du gène *yellow* ou de son allèle sauvage. Mais la photoréactivité plus intense des *yellow* est indépendante de l'effet de ce gène sur la pigmentation corporelle : car elle s'observe aussi chez les femelles hétérozygotes dont la pigmentation est normale. En revanche, les femelles homozygotes dont le corps est jaune ont une photoréactivité moindre, qui ne se différencie pas significativement de celle des mâles et des femelles sauvages. L'exaltation du phototropisme positif est probablement due à un effet pléiotrope du gène *yellow*.

20° La capacité photopathique des mutants *Bar* est très supérieure à celle de la souche sauvage *Champetières* (cf. § 12 *c*). Cet effet résulte apparemment de la seule réduction des yeux composés : car le degré de l'attraction phototropique est le même dans les deux souches à égalité d'*excitation visuelle* (et *non d'éclairement*, cf. Fig. 34).

21° La capacité photopathique du mutant *vestigial* est très faible. Ce phénomène peut être attribué à la malformation et à la régression des ailes, car des animaux désailés de type sauvage se montrent aussi très lucifuges.

22° Chez les hétérozygotes pour le gène *vestigial* (dont les ailes sont normales) on observe au contraire une augmentation de la capacité photopathique par rapport au parent sauvage. Il s'agit sans doute d'un phénomène d'*hétérosis* lié à l'état hétérozygote d'un grand nombre de gènes physiologiques, plutôt que d'une transgression spécifiquement liée au gène *vestigial*.

23° L'influence de l'ambiance génétique (gènes modificateurs ou polygènes) est d'ailleurs importante dans toutes ces expériences sur les mutants : soit que l'isogénisation transforme profondément la photoréactivité (cas de la souche *Bar*) ; soit que le croisement avec diverses souches sauvages donne, dans chaque cas, une F_1 différente (mutation *vestigial*).

24° L'étude comparative de vingt souches sauvages (une souche de laboratoire et dix-neuf souches prélevées dans des populations naturelles d'origines géographiques très diverses) confirme l'importance de l'ambiance génétique pour le déterminisme héréditaire de la capacité photopathique moyenne, évaluée à l'aide d'un appareil à choix lumineux.

En effet, ces souches présentent entre elles des variations considérables, qui semblent liées à leur origine géographique. Il est possible de dissocier un *effet de latitude* (Fig. 41) et un *effet de longitude :* la capacité photopathique moyenne décroît du Nord au Sud (dans l'Hémisphère boréal) et d'Est en Ouest (du Japon vers l'Amérique du Nord).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEE (W.C.). — Studies in animal aggregation: mass protection from fresh water for *Procerodes*, a marine Turbellarian. - *J. Exp. Zoöl.*, 1928, *50*, p. 295.

ALVERDES (F.). — Beobachtungen an Ephemeriden- und Libellenlarven. - *Biol. Zentralblatt*, 1924, *43*, p. 577.

AUTRUM (H.). — Über zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge. - *Naturwiss.*, 1952, *39*, p. 290.

BARIGOZZI (C.), TONISSI (G.). — Ricerche preliminari sul fototropismo dei mutanti di *Drosophila melanogaster* Meig. - *Pontif. Acad. Sci. Comment.*, 1946, *10*, p. 431.

BARTLETT (M.S.), HALDANE (J.B.S.). — The theory of inbreeding with forced heterozygosis. - *J. Genetics*, 1935, *31*, p. 327.

BERTHOLF (L.M.). — The distribution of the stimulative efficiency in the ultraviolet spectrum for the honey-bee. - *J. Agric. Res.*, 1931, *43*, p. 702.

— The extent of the spectrum of *Drosophila* and the distribution of stimulative efficiency in it. - *Z. vergl. Physiol.*, 1933, *18*, p. 32.

BIRUKOW (G.). — Photogeomenotaktische Transpositionen bei *Geotrupes silvaticus*. - *Rev. suisse Zool.*, 1953, *60*, p. 535.

BOHN (G.). — Actions directrices de la lumière. - *Paris*, 1940.

BOHN (G.), DRZEWINA (A.). — Variations de la susceptilité à l'eau douce des *Convoluta* suivant les états physiologiques et le nombre des animaux en expérience. - *C. R. Acad. Sc.*, 1920, *171*, p. 1023.

BÖSIGER (E.). — Sur le rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution. - *Experientia*, 1960, *16*, p. 270.

BOZLER (E.). — Experimentelle Untersuchungen über die Funktion des Stirnauges der Insekten. - *Z. vergl. Physiol.*, 1926, *3*, p. 145.

BRANDT (H.). — Die Lichtorientierung der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* Zeller. - *Z. vergl. Physiol.*, 1934, *20*, p. 646.

BRECHER (G.). — Beitrag zur Raumorientierung der Schabe *Periplaneta americana*. - *Z. vergl. Physiol.*, 1929, *10*, p. 497.

BROWN (F.A.), HALL (B.V.). — The directive influence of light upon *Drosophila melanogaster* Meig. and some of its eye-mutants. - *J. Exp. Zoöl.*, 1936, *74*, p. 205.

von BUTTEL-REEPEN (H.). — Über die Bedeutung der Stirnaugen und der Seitenaugen bei der Honigbiene. - *Bienenwirtsch. Centralblatt*, 1903 (Cité d'après Demoll et Scheuring).

CARPENTER (F.W.). — The reactions of the pomace-fly *(Drosophila ampelophila* Loew) to light, gravity and mechanical stimulation. - *Amer. Natur.*, 1905, *39*, p.157.

— Some reactions of *Drosophila*, with special reference to convulsive reflexes. - *J. Comp. Neurol. Psychol.*, 1908, *18*, p. 483.

CASSIER (P.). — Le phototropisme du Criquet migrateur. - *Bull. Soc. Zool. France*, 1960, *85*, p. 165.

CHAUVIN (R.). — Note sur la physiologie comparée des Orthoptères I : Sur le phototropisme des Orthoptères. - *Bull. Soc. Entom. France*, 1941, p. 150.
— Le laboratoire d'Ethologie expérimentale de la Station de Recherches de Eures-sur-Yvette (Seine-et-Oise). (Communication à la Réunion de la Section de Psychologie expérimentale et Comportement animal de l'U.I.S.B., Arcachon, 25 sept. 1959), *Publ. de l'U.I.S.B.*, 1961, p. 147.

COLE (W.H.). — Note on the relation between the photic stimulation and the rate of locomotion in *Drosophila*. - *Science*, 1922, *55*, p. 678.

CORNWELL (P.B.). — The functions of the ocelli of *Calliphora* (Diptera) and *Locusta* (Orthoptera). - *J. Exp. Biol.*, 1955, *32*, p. 217.

DARCHEN (R.). — Stimuli nouveaux et tendance exploratrice chez *Blattella germanica*. - *Z. Tierpsychol.*, 1955, *12*, p. 1.

DAUMER (K.). — Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. - *Z. vergl. Physiol.*, 1956, *38*, p. 413.

DEMOLL (R.), SCHEURING (L.). — Die Bedeutung der Ocellen der Insecten. - *Zool. Jb., Abt. Zool. Physiol.*, 1912, *31*, p. 519.

DE SERRES (M.). — Les yeux des Insectes. - *Trad. allem.*, 1826.

DOLLEY (W.L.), WIERDA (J.L.). — Relative sensitivity to light of different parts of the compound eye in *Eristalis tenax*. - *J. Exp. Zoöl.*, 1929, *53*, p. 129.

DÜRRWÄCHTER (G.). — Untersuchungen über die Phototaxis und Geotaxis einiger *Drosophila*-Mutanten nach Aufzucht in verschiedenen Lichtbedingungen. - *Z. Tierpsychol.*, 1957, *14*, p. 1.

EHRLICH (H.). — Verhaltensstudien an der Schabe *Periplaneta americana*. - *Z. Tierpsychol.*, 1943, *5*, p. 497.

FARDON (J.C.), CARROLL (M.J.), SULLIVAN (W.A.). — Phototropic response of *Drosophila melanogaster* and its mutants. - *Stud. Instit. Div. Thomae*, 1937, *1*, p. 117.

FINGERMAN (M.). — The role of the eye-pigments of *Drosophila melanogaster* in photic orientation. *J. Exp. Zoöl.*, 1952, *120*, p. 131.

FINGERMAN (M.), BROWN (F.A. Jr). — A « Purkinje shift » in Insect vision. - *Science*, 1952, *116*, p. 171.
— Color discrimination and physiological duplicity of *Drosophila* vision. - *Physiol. Zoöl.*, 1953, *26*, p. 56.

FOREL (A.). — Das Sinnesleben der Insekten. - *Münich*, 1910.

GINET (R.). — Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus*. - *Thèse Fac. des Sci., Lyon*, 1960.

GODGLÜCK (U.). — Umdrehbewegungen und Lichtreaktionen der kataleptischen *Neides tipularius* L. - *Biol. Zentralblatt*, 1935, *55*, p. 187.

GOETZE (G.). — Untersuchungen an Hymenopteren über das Vorkommen und die Bedeutung der Stirnocellen. - *Zool. Jb., Abt. Zool. Physiol.*, 1927, *44*, p. 211.

GOLDSCHMIDT (R.). — Physiological Genetics. - *New-York*, 1938.

GOLDSMITH (T.H.), RUCK (P.R.). — The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honeybees. - *J. Gen. Physiol.*, 1958, *41*, p. 1171.

GOUSTARD (M.). — Réaction phototropique et régulation du comportement chez l'imago mâle de *Blattella germanica*. - *Thèse Fac. des Lettres, Paris*, 1955, *parue in Bull. biol. Fr. Belg.*, 1958, Supplément XLV.

GRABER (V.) .— Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. - *Prague et Leipzig*, 1884.

GRASSE (P.-P.). — Etude biologique sur le Criquet égyptien *Orthacanthacris Aegyptia* (L.). - *Bull. biol. Fr. Belg.*, 1922, *56*, p. 545.
Sur le phototropisme de quelques Criquets. -*C. R. Soc. de Biol.*, 1923, *89*, p. 898.
— L'essaimage des Termites. - Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. - *Bull. biol. Fr. Belg.*, 1942, *76*, p. 347.
— Les insectes et leur univers. - *Confér. Palais de la Découverte, Paris*, 1944.

GRISON (P.). — Effet photokinétique de la lumière et de son intensité sur quelques Chrysomélides à l'état d'Insectes parfaits. - *Bull. Soc. Zool. France*, 1942, *67*, p. 181.

GROSS (A.O.). — Reactions of arthropods to monochromatic lights of equal intensities. - *J. Exp. Zoöl.*, 1913, *14*, p. 467.
HALL (C.S.). — The Genetics of Behavior. - *Steven's Hdbk. Exp. Psychol.*, New-York, 1951, p. 304.
HAMILTON (W.F.). — A direct method of testing color vision in lower animals. - *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.*, 1922, *8*, p. 350.
HEBB (D.O.). — Heredity and Environment in Mammalian Behaviour. - *Brit. J. Anim. Behav.*, 1953, *1*, p. 43.
HEINTZ (E.). — Un dispositif sensible pour la mesure rapide d'attractions et de répulsions tropistiques chez des animaux grégaires. - *Experientia*, 1958, *14*, p. 155.
— La question de la sensibilité des Abeilles à l'ultra-violet. - *Insectes Sociaux*, 1959, *6*, p. 223.
von HESS (C.). — Neues zur Frage nach einem Farbensinne bei Bienen. - *Naturwiss.*, 1920, *8*, p. 927.
HESSE (R.). — Einfachste Photoreceptoren ohne Bilderzeugung . . . - *Bethes Hdb. norm, pathol. Physiol.*, 1929, XII_1, fasc. 2.
HIRSCH (J.). — Studies in experimental behavior genetics: II. Individual differences in geotaxis as a function of chromosome variations in synthesized *Drosophila* populations. - *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1959, *52*, p. 304.
HIRSCH (J.), BOUDREAU (J.C.). — Studies in experimental behavior genetics: I. The heritability of phototaxis in a population of *Drosophila melanogaster*. - *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1958, *51*, p. 647.
HOMANN (H.). — Zum Problem der Ocellenfunktion bei den Insekten. - *Z. vergl. Physiol.*, 1924, *1*, p. 541.
von HORMANN-HECK (S.). — Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden (*Gryllus campestris* L. × *Gryllus bimaculatus* De Geer). - *Z. Tierpsychol.*, 1957, *14*, p. 137.
KALMUS (H.). — The opto-motor responses of some eye-mutants of *Drosophila*. - *J. Genetics*, 1943, *46*, p. 206.
KUHN (A.). — Über den Farbensinn der Bienen. - *Z. vergl. Physiol.*, 1927, *5*, p. 762.
LAMMERT (A.). — Über Pigmentwanderungen im Punktauge der Insekten, sowie über Licht- und Schwerkraftreaktionen von Schmetterlingsraupen. - *Z. vergl. Physiol.*, 1925, *3*, p. 225.
LEMKE (G.). — Beiträge zur Lichtorientierung und zur Frage des Farbensehens der Planarien. - *Z. vergl. Physiol.*, 1935, *22*, p. 298.
L'HERITIER (P.). — Etudes des variations quantitatives au sein d'une espèce: *Drosophila melanogaster* Meig. - *Arch. Zool. exp. gén.*, 1937, *78*, p. 255.
— Traité de Génétique. - *2 vol. parus, Paris*, 1954.
LINK (E.). — Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. - *Zool. Jb., Abt. Anat.*, 1909, *27*, p. 213.
— Über die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. - *Zool. Jb., Abt. Anat.*, 1909, *27*, p. 281.
LOEB (J.). — Der Heliotropismus der Thiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. - *Würzbourg*, 1890.
LUTZ (F.E.), GRISEWOOD (E.N.). — Reactions of *Drosophila to 2537* Å radiation. - *Amer. Mus. Novit.*, 1934, *706*, p. 1.
LUTZ (F.E.), RITCHMEYER (F.K.). — The reaction of *Drosophila* to ultra-violet. - *Science*, 1922, *55*, p. 519.
MAGOUN (H.W.). — Le cerveau éveillé. - *Trad. fse, Paris*, 1960.
MANQUAT (M.). — Sur la théorie des tropismes dans le comportement animal. - *Thèse Fac. des Sci., Nancy*, 1921.
MAST (S.O.). — Photic orientation in insects, with special reference to the drone-fly *Eristalis tenax* and the robber-fly *Erax rufibarbis*. - *J. Exp. Zoöl.*, 1923, *38*, p. 109.
— The nature of response to light *in Amoeba proteus* (Leidy). - *Z. vergl. Physiol.*, 1931, *15*, p. 139.
MC EWEN (R.S.). — The reactions to light and to gravity in *Drosophila* and its mutants. - *J. Exp. Zoöl.*, 1918, *25*, p. 49.

MC EWEN (R.S.). — Concerning the relative phototropism of vestigial and wild-type *Drosophila melanogaster*. - *Biol. Bull.*, 1925, *49*, p. 354.
MEDIONI (J.). — Etude de la sensibilité visuelle de *Limnaea stagnalis* L. par la méthode de la réaction skioptique. - *C. R. Soc. de Biol.*, 1958, *152*, p. 840.
— Le problème de l'existence d'un sens dermatoptique chez les Insectes. L'état actuel de la question. (Communication devant la Société Fse de Psychol., le 1er mai 1960). - *Psychologie française*, 1961, *6*, p. 11.
MEYER (A.E.). — Über Helligkeitsreaktionen von *Lepisma saccharina* L. - *Z. wiss. Zool., Abt. A*, 1932, *142*, p. 254.
MILLOTT (N.). — La photosensibilité des animaux dépourvus d'yeux. - *Endeavour*, 1957, *16*, p. 19.
MOORE (A.R.), COLE (W.H.). — The response of *Popillia japonica* to light and the Weber-Fechner law. - *J. Gen. Physiol.*, 1920, *3*, p. 331.
MÜLLER (E.). — Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen, über die Funktionsweise der Stirnocellen. - *Z. vergl. Physiol.*, 1931, *14*, p. 348.
OZORIO DE ALMEIDA (M.), PIERON (H.). — Sur les effets de l'extirpation de la peau chez la Grenouille. - *C. R. Soc. de Biol.*, 1924, *90*, p. 420.
PARRY (D.A.). — The function of the Insect ocellus. - *J. Exp. Biol.*, 1947, *24*, p. 211.
PAYNE (F.). — *Drosophila ampelophila* bred in the dark for sixty-nine generations. - *Biol. Bull.*, 1911, *21*, p. 297.
PEARL (R.), ALLEN (L.), PENNIMAN (W.B.D.). - Culture media for *Drosophila:* II. A new synthetic medium and its influence on fertility at different densities of population. - *Amer. Natur.*, 1926, *60*, p. 357.
PIERON (H.). — L'adaptation aux obscurations répétées comme phénomène de mémoire chez les Animaux inférieurs. La loi de l'oubli chez la Limnée. - *Arch. de Psychol.*, 1909, *9*, p. 39.
POUCHET (G.). — De l'influence de la lumière sur les larves de Diptères privées d'organes extérieurs de la vision. - *Revue et Magasin de Zool.*, 1872, *23*, pp. 110, 129, 183, 225, 261 et 312.
POWER (M.E.). — The brain of *Drosophila melanogaster*. - *J. Morphol.*, 1943, *72*, p. 517.
— The thoraco-abdominal nervous system of an adult Insect: *Drosophila melanogaster*. - *J. Comp. Neurol.*, 1948, *88*, p. 347.
PRECHT (H.). — Das Taxis-Problem in der Zoologie. - *Z. wiss. Zool.*, 1942, *156*, p. 1.
RABAUD (E.). — L'instinct et le comportement animal. *Tome I:* Réflexes et tropismes. - *Paris*, 1949.
RAMACHANDRA RAO (T.). — Visual responses of mosquitoes artificially rendered flightless. - *J. Exp. Biol.*, 1947, *24*, p. 64.
RICHARD (G.). — Le phototropisme du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fabr.) et ses bases sensorielles. - *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 1950, *12*, p. 485.
— Etudes de dynamique nerveuse chez les Insectes. -*Bull. Soc. Zool. France*, 1959, *84*, p. 232.
— Les comportements élémentaires: tropismes et réflexes. - *in l'Encyclopédie française*, tome IV, fasc. *2*, p. 483. - *Paris*, 1960.
RIMET (M.). — La phototaxie polyphasique de *Daphnia pulex* De Geer. - *J. de Physiol.*, 1960, *52*, p. 769.
ROEDER (K.D.). — Insect physiology. -*New-York*, 1953, p. 437 *sq.*
ROSE (M.). — La question des tropismes. - *Paris*, 1929.
RUCK (P.). — The electrical response of dorsal ocelli in cockroaches and grasshoppers. - *J. Insect Physiol.*, 1957, *1*, p. 109.
SCHÖNE (H.). — Die Lichtorientierung der Larven von *Acilius sulcatus* L. und *Dytiscus marginalis* L. - *Z. vergl. Physiol.*, 1951, *33*, p. 63.
SCHÖNFELD. — Kleine Beiträge zur Bienenkunde. - *Bienen-Zeitung*, 1865, *21* (Cité d'après Demoll et Scheuring).
SCHREMMER (F.). — Bemerkungen zur Ocellenfunktion bei Hummeln. - *Oester. Zool. Z.*, 1949, *2*, p. 242.
SCHULZ (H.). — Über die Bedeutung des Lichtes im Leben niederer Krebse (Nach Versuchen an Daphniden). - *Z. vergl. Physiol.*, 1928, *7*, p. 488.

SCHWARTZ (E.). — Le rhéotropisme de *Planaria lugubris* O. Schm. - Etude quantitative. - *C. R. Soc. de Biol.*, 1952, *146*, p. 768.
— Etude quantitative des chimiotropismes de *Planaria (= Dugesia) lugubris* O. Schm. - Action d'une base, d'un acide et d'un sel minéral. - *C. R. Soc. de Biol.*, 1953, *147*, p. 879.
SCOTT (J.P.). — Inherited behavior in *Drosophila*. - *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 1937, *46*, p. 211.
— Effects of single genes on the behavior of *Drosophila*. - *Amer. Natur.*, 1943, *77*, p. 184.
SEGUY (F.). — Les Diptères. - *in Traité de Zoologie* publié par P.-P.Grassé, t. X, fasc. *1*, *Paris*, 1951.
SEYSTER (E.W.). — Eye-facet number as influenced by temperature in the Bar-eyed mutant of *Drosophila melanogaster (ampelophila)*. - *Biol. Bull.*, 1919, *37*, p. 168.
SIEGEL (S.). — Non-parametric statistics for the behavioral sciences. - *New-York*, 1956.
STAMM (J.S.). — Genetics of Hoarding: II. Hoarding behavior of hybrid and back-crossed strains of rats. - *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1956, *49*, p. 348.
SUFFERT (F.). — Phänomene visueller Anpassung. - *Z. Morphol. Oekol. der Tiere*, 1932, *26*, p. 147.
TEISSIER (G.). — Discriminative biometrical characters in French and Japanese *Drosophila melanogaster*. - *Proc. Int. Genetics Symposia*, 1956, *in Cytologia*, 1957, *suppl. vol.*, p. 502.
TIMOFEEFF-RESSOVSKY (N.W.). — Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris* F. - *Arch. Naturgesch.*, 1935, *4*, p. 245.
TUCOLESCO (J.). — La dynamique de la larve de *Tenebrio molitor* et la théorie des tropismes. - *Bull. biol. Fr. Belg.*, 1933, *67*, p. 480.
URBAN (F.). —Der Lauf der entflügelten Honigbiene *(Apis mellifica)* zum Licht und der Einfluss von Eingriffen an Receptoren, Centralnervensystem und Effectoren. - *Z. wiss. Biol.*, 1932, *140*, p. 291.
VIAUD (G.). — Sur le phototropisme des Daphnies: rôle de la mémoire dans le phototropisme. - *C. R. Acad. Sc.*, 1932, *195*, p. 496.
— Recherches expérimentales sur le phototropisme des Daphnies. - *Strasbourg-Paris*, 1938.
— Le phototropisme animal. - *Strasbourg-Paris*, 1938.
— Le phototropisme animal. Aspects nouveaux de la question. - *Paris*, 1948.
— Tropismes et pathies. - *J. Psychol. norm. pathol.*, 1949, *42*, p. 386.
— Recherches expérimentales sur le phototropisme des Planaires. - *Behaviour*, 1950, *2*, p. 163.
— Les tropismes. - *Paris*, 1951.
— Taxies et tropismes dans le comportement instinctif. - *Colloque sur « L'instinct dans le comportement des animaux et de l'Homme », Paris*, 1954, publié en 1956.
— La vision chromatique chez les Animaux (sauf les Insectes). -*in Mechanisms of Colour Discrimination, Paris*, 1958, p. 41.
— Le sens dermatoptique, mode primitif de photoréception, envisagé spécialement chez les organismes aquatiques. - *Rapport au 3e Congrès Int. de Photobiologie, Copenhague*, 1960. *A paraître*
VIAUD (G.), MEDIONI (J.). — Phototropisme et régénération chez *Planaria lugubris* O. Schm. - *C. R. Soc. de Biol.*, 1949, *143*, p. 1221.
VOWLES (D.M.). — The orientation of ants: I. The substitution of stimuli. - *J. Exp. Biol.*, 1954, *31*, p. 341.
WALTER (H.E.). — The reactions of Planarians to light. - *J. Exp. Zoöl.*, 1907, *5*, p. 35.
WOLSKY (A.). — Optische Untersuchungen über die Bedeutung und Funktion der Insekten-ocellen. - *Z. vergl. Physiol.*, 1930, *12*, p. 783.

TABLE DES MATIERES

Avant-Propos 9

INTRODUCTION GENERALE 11

Indroduction 11

Historique des recherches sur le phototropisme de la Drosophile 19

Méthodes et techniques 33

PREMIERE PARTIE: ANALYSE EXPERIMENTALE DU COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE 41

Chapitre Premier: Observations préliminaires 41

Chapitre II: Données quantitatives sur le phototropisme polyphasique des individus isolés 45

Chapitre III: Données quantitatives sur le phototropisme des Drosophiles en groupes 63

Chapitre IV: Etude de l'orientation axiale phototropique 73

Chapitre V: Les principaux facteurs du phototropisme de **Drosophila melanogaster** 81

DEUXIEME PARTIE: DONNEES SUR LES CONDITIONS NEURO-SENSORIELLES ET GENETIQUES DU PHOTOTROPISME DE LA DROSOPHILE 99

Chapitre VI: Les fonctions des ocelles frontaux dans le phototropisme et le géotropisme 99

Chapitre VII: Les fonctions des yeux composés 107

Chapitre VIII: La question de la sensibilité dermatoptique 119

Chapitre IX: Le déterminisme neuro-sensoriel du phototropisme de **Drosophila** 123

Chapitre X: Quelques données sur le déterminisme génétique du phototropisme des mutants 127

Chapitre XI: Variations géographiques de la capacité photopathique dans des souches sauvages issues de populations naturelles 137

CONCLUSIONS GENERALES 143

Résumé analytique des principaux résultats 149

Références bibliographiques 153

Table des matières 159

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

«PRINCIPALES FORMES DE L'APPRENTISSAGE CHEZ LES INSECTES»

Strasbourg, le 14 mars 1961

Le Président de Thèse :

G. VIAUD

Vu

Strasbourg, le 15 mars 1961

Le Doyen :

J. H. VIVIEN

Vu et permis d'imprimer

Strasbourg, le 16 mars 1961

Le Recteur de l'Académie de Strasbourg

Président du Conseil de l'Université :

J. F. ANGELLOZ